

***ECOLE DOCTORALE***  
***DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE***

N° d'ordre 459

*Thèse*

Présentée à l'Université Blaise Pascal  
Pour l'obtention du grade de

**DOCTEUR D'UNIVERSITE**  
**Physiologie et Génétique Moléculaire**

Soutenue le 28 Juin 2007

**JEAN STEPHAN**

---

**ARCHITECTURE 3D ET MICROCLIMAT LUMINEUX DE L'ARBRE**  
**COMPARAISON DE CULTIVARS DE POMMIERS**  
**SOUmis A DES MANIPULATIONS DE CONDUITE**

---

Président : M. Jean-Claude MAUGET, INH, Angers.  
Rapporteur : M<sup>me</sup> Françoise LESCOURRET, INRA, Avignon.  
Rapporteur : M. Jean-Luc REGNARD, SupAgro, Montpellier.  
Examineur: M. Philippe MONNEY, Agroscope, Changins, Suisse.  
Examineur: M. Jean-Louis JULIEN, UBP, Clermont-Ferrand.  
Examineur: M. Pierre-Éric LAURI, INRA, Montpellier.  
Examineur: M. Hervé SINOQUET, INRA, Clermont-Ferrand.

UMR. PIAF INRA-UBP

---

# **3D ARCHITECTURE AND TREE LIGHT MICROCLIMATE COMPARISON OF APPLE CULTIVARS AS AFFECTED BY DIFFERENT PRUNING METHODS**

---

## **ABSTRACT**

The effects of two training methods (Central Leader vs. Centrifugal Training) were studied on three architecturally-contrasted apple cultivars: ‘Scarletspur Delicious’, ‘Golden Delicious’ and ‘Granny Smith’. Trees were 3D-digitized using an electromagnetic device at shoot scale twice during the first year and at harvest during the second year. Shoots were described and classified according to their length and type (fruiting vs. vegetative). Parent shoots were also described in the second year, with an emphasis on pruning strategy (pruned vs. non pruned bearing wood). Virtual experimentations were conducted for foliage reconstruction, 3-D mock-up creation and light simulation at tree, shoot type and individual shoot scales. A simplified model of light interception by isolated trees was proposed, using canopy structure parameters as input. Shoot demography and sequence analysis were mostly affected by cultivar and to a lesser extend training method. A similar trend was observed when analyzing foliage structure and light parameters at tree scale. Spatial distribution of shoots and leaf area density differed significantly according to tree manipulation. ‘Scarletspur Delicious’ showed a very compact small tree compared to the other two cultivars with more open and wider canopies. Central Leader training showed a higher proportion of reiterated long vegetative shoots (R-LVS). These trees also showed uneven distribution of leaf area and light interception between the two shoot types due to the high proportion of R-LVS developed from latent buds in the previous year which increased mutual shading. These differences varied according to the cultivar, and were more striking for Granny Smith. The analyzed parameters would therefore show that the training system may have a deep impact on the development and positioning of shoots in space which is likely to significantly affect flowering and fruiting, even if the growth and canopy structure depend mainly on the cultivar.

---

**ARCHITECTURE 3D ET MICROCLIMAT LUMINEUX DE L'ARBRE**  
**COMPARAISON DE CULTIVARS DE POMMIER**  
**SOUMIS À DES MANIPULATIONS DE CONDUITE**

---

**RÉSUMÉ**

L'effet de deux méthodes de conduite contrastées (Central Leader vs. Conduite Centrifuge) est étudié sur trois cultivars de pommiers architecturalement distincts: 'Scarletspur Delicious', 'Golden Delicious' et 'Granny Smith'. Les arbres sont digitalisés en 3D en utilisant un outil électromagnétique à l'échelle des pousses deux fois en cours de première année et avant la récolte en deuxième année. Les pousses sont décrites et classifiées selon leur longueur et leur typologie (fructifères vs. végétatives). Le bois porteur est également décrit en deuxième année en mettant l'accent sur la stratégie de taille (bois porteur taillé vs. non taillé). Des expérimentations virtuelles sont réalisées à travers la reconstruction du feuillage, la création de maquettes 3D et la simulation de l'interception de la lumière, à l'échelle de l'arbre, des types de pousses et des pousses individuelles. Un modèle simplifié pour l'estimation de l'interception de la lumière par les arbres isolés est proposé, en utilisant des paramètres de structure du feuillage. La démographie et la séquence des pousses sont principalement affectées par le cultivar, avec une faible influence du mode de conduite. Une tendance similaire est observée à l'échelle de l'arbre pour les paramètres de structure du feuillage et de la lumière. La distribution spatiale des pousses et la densité de surface foliaire se différencient selon le mode de conduite. 'Scarletspur Delicious' est un arbre de forme réduite et compacte par rapport aux deux autres cultivars qui possèdent des arbres plus ouverts et plus grands. L'effet des systèmes de conduite se traduit par une plus grande proportion de pousses végétatives longues et réitérées (R-LVS) sur les arbres en Central Leader. Ces derniers présentent une distribution hétérogène de la surface foliaire et de l'interception de la lumière des deux types de pousses causée par les R-LVS qui augmentent l'ombrage mutuel des pousses. Ces différences varient en fonction des cultivars et sont plus tranchées chez Granny Smith. Les paramètres étudiés montrent que le système de conduite pourrait avoir un impact direct sur le développement et le positionnement spatial des pousses. Ceci affecte notablement la floraison et la production, même si la croissance et la structure de l'arbre dépendent essentiellement du cultivar.

# Remerciements

Je tiens à exprimer mes remerciements à tous ceux qui ont contribué à mon travail de recherche et qui m'ont apporté leur support et leur soutien.

Mes remerciements s'adressent particulièrement à M. Hervé SINOQUET mon directeur de thèse, qui malgré toutes les contraintes auxquelles il fait face, a pu me procurer un encadrement de valeur inestimable. Le soutien financier qu'il a réussi à me fournir à travers son laboratoire de recherche, m'a permis de couvrir une grande partie des dépenses liées à mes déplacements en France.

Je remercie M. Pierre-Éric LAURI, mon co-directeur de thèse, qui a contribué à la conception de ce travail et mon encadrement, et qui m'a fourni un grand appui technique et a mis à ma disposition son temps et son savoir-faire.

Je remercie l'équipe technique et administrative du PIAF pour son hospitalité et pour tout le support logistique et administratif. Je pense en particulier à M. Nicolas DONES pour mon apprentissage de la digitalisation 3D et l'utilisation des logiciels du PIAF, et aux secrétaires, Mmes Dominique TIZIANI et Sylvie VAYSSIE.

Mme Salma TALHOUK, M. Mohammad FARRAN, M. Motasem SIDAHMED et M. Nicolas HADDAD de la Faculté d'Agronomie de l'Université Américaine de Beyrouth, ont gracieusement accepté de m'accueillir dans leur laboratoire de recherche et leur verger expérimental, tout en m'offrant un support académique et logistique. Je les remercie du fond du cœur.

Je suis reconnaissant envers Mlles Dahlia MANSOUR et Marica ABI-NADER et Mrs. Gebran NASSIF et Majed FEGHALI, étudiants en agronomie, pour leur patience, leur persévérance et leur technicité pour la digitalisation des arbres.

Je remercie également l'équipe AFEF de l'UMR DAP, pour avoir financé la première mission de Pierre-Eric LAURI au Liban, et la Mission des Relations Internationales de l'INRA pour le financement d'un de mes déplacements en France.

Je pense particulièrement à M. Samir MEDAWAR, pour m'avoir lancé dans l'aventure de la recherche et pour m'avoir fourni tout le support nécessaire à entamer mon travail.

Je remercie les membres du jury, Mme Françoise LESCOURRET et Mrs. Jean-Claude MAUGET, Jean-Luc REGNARD, Philippe MONNEY et Jean-Louis JULIEN pour leur temps consacré à évaluer mon travail.

Une pensée spéciale s'adresse à feus Mrs. Oscar ASSLY et Saïd KHAIRALLAH, pionniers du développement de la filière du pommier au Liban.

Ce travail n'aurait pas été réalisé sans le support moral de mes parents qui m'ont toujours entouré de leur affection et sans l'amitié sincère de mes amis et collègues qui ont subi mes sautes d'humeur et mon mauvais caractère.



## Sommaire

Résumés	
Remerciements	
<b>Chapitre 1 - Introduction</b>	<b>1</b>
<b>Chapitre 2 - Etat de l'art</b>	<b>4</b>
<i>Architecture et croissance du pommier: évolution des concepts</i>	4
<i>L'évolution des méthodes d'analyse de la croissance et la productivité de</i>	8
<i>L'évolution des systèmes de conduite du pommier</i>	9
<i>Rôle du microclimat lumineux dans la production fruitière</i>	12
<i>Rôle du mode de conduite et de la surface foliaire dans l'interception de la</i>	13
<i>Méthodes de mesure des paramètres de structure du feuillage</i>	17
<i>Méthodes de mesure de l'interception de la lumière</i>	20
<i>Modélisation de l'interception de la lumière</i>	22
<b>Objectif de thèse</b>	<b>25</b>
<b>Chapitre 3 – Matériel et Méthodes</b>	<b>28</b>
<i>Matériel végétal</i>	28
<i>Modes de conduite</i>	29
<i>Mesure de la structure des arbres par digitalisation 3D</i>	34
<i>Reconstruction du feuillage 3D des arbres digitalisés</i>	40
<i>Analyse de la démographie axiale sur l'arbre entier et de la séquence de</i>	43
<i>Distribution spatiale de la surface foliaire</i>	44
<i>Analyse de l'interception de la lumière</i>	45
<i>Analyses statistiques</i>	47
<b>Chapitre 4 - Architecture of the pruned tree: Impact of contrasted pruning</b>	<b>48</b>
<b>Chapitre 5 - Simple equations to estimate light interception by isolated trees</b>	<b>59</b>
<b>Chapitre 6 - Light interception and partitioning between shoots in apple</b>	<b>72</b>
<b>Chapitre 7 - Discussion générale</b>	<b>95</b>
<i>Evaluation des méthodes de travail</i>	95
<i>Principaux résultats</i>	106
<i>Conclusions et perspectives</i>	112
Liste bibliographique	117
Annexes	137

## ***Chapitre 1 : Introduction***

Les objectifs de tout arboriculteur sont d'améliorer le rendement de son verger, la qualité des fruits, et la régularité de la production. Différents facteurs sont conjugués pour atteindre ces objectifs. Certains correspondent aux choix initiaux : porte-greffe et dispositif de plantation notamment. D'autres sont mis en œuvre et réajustés chaque année : fertilisation, irrigation, conduite de l'arbre. C'est sur ce dernier facteur que porte notre sujet de thèse car il est probablement celui qui a donné lieu aux analyses les plus originales en terme d'applications en verger au cours des dernières décennies.

La conduite de l'arbre agit à trois niveaux interdépendants : la gestion dans le temps et l'espace de la forme de l'arbre, l'optimisation de l'interception de la lumière nécessaire au fonctionnement foliaire, l'élaboration de la qualité du fruit. Dans les schémas classiques de conduite, ces objectifs sont souvent découplés. En effet la conduite de l'arbre se résume le plus souvent à l'application d'une forme pré-établie (Gobelet, Tatura, Pergola etc.) résultant de deux étapes classiques : *taille de formation* appliquée aux cours des premières années de croissance en verger, puis *taille de fructification* tout au long de la vie de l'arbre. Cette conception classique de la conduite de l'arbre est souvent peu adaptée au contexte actuel du verger intensif. En effet la construction d'une structure porteuse solide (tronc portant des charpentières) n'est plus une priorité dans la mesure où le palissage maintient l'arbre. Par ailleurs, les tailles de formation retardent l'entrée en production car par définition elles stimulent de fortes réactions végétatives de l'arbre (phénomène architectural de *réitération*). Enfin, sur arbre à maturité de production, les tailles traditionnelles de fructification peuvent aboutir, notamment en cas de croissance vigoureuse, à une réorganisation de l'architecture de l'arbre favorisant la croissance végétative au détriment de la qualité du fruit. Dans ce cas, la conduite aboutit à l'effet inverse de celui recherché initialement car elle augmente l'ombre portée sur les rameaux fructifères.

Des travaux développés à l'INRA au cours des deux dernières décennies (Lauri et Laurens, 2005) aboutissent à la proposition d'un concept original, la *conduite centrifuge* basée sur la suppression sélective des rameaux fructifères (manipulation dite d'*extinction artificielle*, ou plus simplement *extinction*) de manière à limiter les réponses végétatives excessives et ainsi favoriser les rameaux directement porteurs de fruits. Cette action réalisée le long du tronc et à la base des branches favorise par ailleurs l'interception de la lumière sur la totalité du volume de l'arbre (Willlaume *et al.*, 2004).

La mesure du climat lumineux dans un verger a fait l'objet de nombreux développements. La nécessaire intégration spatiale (en tout point de l'arbre et du verger) et temporelle (au cours d'un cycle annuel) de l'interception de la lumière en fonction de la densité de plantation et des modes de conduites ont conduit les chercheurs à proposer des modèles d'interception de la lumière, au lieu des mesures directes. Ces modèles varient de formulations très simples à très détaillées. Les plus simples assimilent la couronne à une forme géométrique simple opaque (i.e. sans porosité, Jackson et Palmer, 1972). D'autres modèles considèrent toujours des formes géométriques, mais avec une porosité liée à la densité de surface foliaire au sein de la couronne (Norman et Welles, 1983). Ces modèles utilisent la loi classique de Beer-Lambert. D'autres modèles prennent en compte l'hétérogénéité de la densité de feuillage au sein de la couronne, en utilisant une approche multiéchelle (Oker-Blom et Kellomäki, 1983) ou en discrétisant l'espace occupé par la couronne (Sinoquet *et al.*, 2001). Enfin, les modèles les plus sophistiqués utilisent des maquettes explicites des arbres en trois dimensions (3D), associées à des techniques de projection (Sinoquet *et al.*, 1998) ou de lancer de rayons (Ross et Marshak, 1985). Dans notre thèse nous développerons l'intérêt de modèles basés sur la digitalisation des arbres permettant la constitution de maquettes en 3D (Sinoquet et Rivet, 1997; Sonohat *et al.*, 2006).

Au Liban, l'évolution des méthodes de conduites a été freinée par les événements dramatiques qui ont eu lieu en cours des dernières décennies. Bien que le pommier soit la première espèce fruitière cultivée, sa production n'a cessé de décroître depuis la moitié des années soixante dix. Les arboriculteurs pratiquent le plus souvent une *taille de raccourcissement* des branches fruitières sur des formes type *Gobelet* ou *Central Leader*. Depuis le début des années quatre-vingt dix, les producteurs commencent à renouveler leurs vergers et leurs variétés. Les plants importés d'Europe sont greffés sur des porte-greffe semi-nanasant ou nanasant jusque-

là peu connus au Liban. Ce développement vers des nouveaux systèmes de plantations qui requièrent davantage de soins culturaux (palissage, tuteurage, éclaircissage) n'a pas été accompagné par une évolution des modes de conduite.

C'est dans ce contexte que nous avons développé notre travail de thèse. Nous développerons plus précisément les trois points suivants : i) l'effet de deux modes de conduite contrastés (*Central Leader* vs. *Conduite Centrifuge*) sur la croissance et la fructification de pommiers appartenant à trois types architecturaux différents, ii) la simplification des modèles d'estimation de l'interception de la lumière par des arbres isolés, iii) l'effet du mode de conduite sur le climat lumineux au niveau de l'arbre entier et des différentes catégories de rameaux qui le constituent.

## ***Chapitre 2 : Etat de l'art***

### *Architecture et croissance du pommier: évolution des concepts*

La croissance des arbres est largement traitée par la littérature, qui cherche à comprendre le développement architectural général des espèces et les regrouper selon des modèles définis (Hallé *et al.*, 1978). Les plantes sont constituées par des métamères. Ces derniers sont des unités de base composés de l'ensemble feuille, entre-noeud inférieur et formation axillaire (White, 1979). Ainsi, la croissance des plantes résulte du dédoublement des cellules provoqué par les méristèmes. Chez le pommier, le développement végétatif des métamères est toujours monopodial, c'est-à-dire qu'il résulte du fonctionnement d'un seul apex. Dès que cette croissance végétative est remplacée par un développement reproductif (Buban et Faust, 1982), la croissance devient sympodiale. Ainsi, selon les modèles proposés par Hallé *et al.* (1978), le pommier possède une architecture initialement selon le modèle de Rauh qui évolue ensuite vers le modèle de Scarrone puisque l'axe principal de l'arbre peut aussi porter une inflorescence en position terminale (Lauri et Térouanne, 1995). Sa croissance est rythmique (saisonnière) avec une ou plusieurs vagues ou unités de croissance (UC) en cours de saison végétative (Costes et Lauri, 1995). Les axillaires qui émergent de ces UC sont soit: i) à développement retardé et disposés selon un gradient acrotone, ii) ou bien à développement immédiat pour le cas des rameaux anticipés (Costes *et al.*, 1995). Lespinasse (1977) a étudié les distinctions de comportements observés sur différents cultivars de pommiers selon leur degré de basitonie. Ainsi, Lespinasse et Delort (1986) et Lespinasse (1992) réalisent une typologie, selon le port de l'arbre, le degré de basitonie ainsi que le mode de fructification.

Ils distinguent quatre types de cultivars:

- le type I comprend les cultivars de type « spur » dont les arbres ont un port compact, et des points de fructification courts appelés « spur » en anglais qui sont insérés sur bois de 2 ans ou plus.
- Le type II intègre les cultivars de type Reine des Reinettes, basitones au niveau de l'arbre entier, avec des angles d'insertions de branches plus ouverts.
- Le type III inclus les cultivars comme Golden Delicious qui ont une certaine dominance apicale, avec un port assez ouvert et des points de fructifications situés en position terminale et latérale sur les rameaux longs.
- Le type IV regroupe les cultivars type Granny Smith qui sont acrotones au port retombant et les points de fructifications situés à la périphérie de l'arbre majoritairement en position terminale sur rameaux d'un an.

Désormais, la branche fruitière libre proposée par Lespinasse (1996) ouvre la voie à l'analyse de l'architecture et de la structure de la branche fruitière et de l'arbre. En effet les pratiques de taille forment un obstacle devant cette étude, étant donné que la taille altère le développement naturel de la branche et de l'arbre (Costes *et al.*, 2006). Ainsi, la basitonie est révélée comme un caractère temporelle qui s'affaiblie avec le temps (Costes *et al.*, 1995). Les critères de mesure classiques de la productivité (floribondité, rendement par arbre ou par section de tronc) et de la croissance végétative primaire (taille de l'apex, diamètre primaire, dimensions des organes latéraux et des entre-nœuds...) ne sont pas suffisants pour expliquer les divergences variétales (Abbot et Adam, 1978; Hirst et Ferree, 1995; 1996; Lauri et Térouanne, 1995).

En effet, c'est l'étude de la notion de la branche fruitière qui est le moteur de l'évolution des systèmes de conduites du pommier, du moins en France.

Singh (1948, cité par Bernhard, 1961) signale l'importance de l'analyse de la branche fruitière et va même jusqu' à proposer un « éclaircissage des bourgeons à fleurs » pour diminuer l'alternance de production. Lespinasse (1970; 1977) et Lespinasse et Delort (1986) divisent la branche fruitière de Golden Delicious en trois zones distinctes (A, B et C), selon l'inclinaison de l'angle d'insertion du rameau avec la charpente ou le tronc. Estimant, que la zone la plus externe (rameau retombé de la zone C) ombragée par les branches qui la surplombent produit des fruits de calibre inférieur, Lespinasse (1970) propose une *taille de renouvellement* des branches fruitières qui consiste à éliminer la zone défavorisée (pendante) régulièrement. Par

ailleurs (Tustin *et al.*, 1988) ont observé que les points de fructifications pendants et en dessous des branches reçoivent 15% moins de lumière, induisant une baisse de la qualité des fruits. Rom (1992) suggère alors le renouvellement d'une certaine proportion des rameaux fructifères sur les cultivars de type « spurs » en favorisant les jeunes « spurs » exposés à la lumière, et éliminant ceux vieillissant. L'analyse de la fructification des cultivars type Granny Smith, Rome Beauty et Wijcik révèle la rapidité de mise à fruit chez ces arbres, grâce à l'apparition des bourgeons fructifères en position terminale (Looney et Lane, 1984; Lauri et Lespinasse, 1993). Les travaux menés par les chercheurs de l'INRA à Bordeaux et à Montpellier (Lespinasse et Delort, 1993; Lauri *et al.*, 1995; 1997a; 1997b) ont permis de mieux comprendre le comportement de la branche fruitière, notamment pour Granny Smith. Ce cultivar se caractérise par deux phénomènes:

- Sa tendance à maintenir la fructification en produisant une bourse (inflorescence) en position terminale sur la pousse de bourse de l'année précédente. Cette manifestation est connue sous le nom de *retour à fruit* («bourse-over-bourse» en anglais ; Lauri *et al.*, 1995).
- Son aptitude à avorter une certaine proportion de ces bourgeons et limiter ainsi naturellement le nombre de points de fructification, phénomène connu sous le nom d'*extinction* (Lauri *et al.*, 1997b).

Ces deux caractéristiques permettent à l'arbre de constituer une réserve annuelle permanente de bourgeons fructifères, évitant ainsi l'alternance de production.

L'analyse des relations entre croissance végétative et reproductive permet de mieux comprendre le fonctionnement de la branche fruitière, son évolution avec le temps ainsi que le phénomène de l'alternance de production (Lauri *et al.*, 1995, 1996, 1997a). Ces recherches distinguent trois phases morphogénétiques au cours du développement du rameau : départ d'un bourgeon latent, développement végétatif ou florifère, mort du rameau (extinction). A partir de cette catégorisation du type de pousse annuelle (latent ; végétatif, florifère ; mort), les analyses dégagent plusieurs caractéristiques discriminant les cultivars appartenant aux quatre types préalablement décrits. Quatre sont retenus:

- *Le rapport entre pousses fructifères et pousses végétatives*: Plus le rapport est élevé, plus un risque de déclenchement d'un cycle d'alternance est important (cas de Braeburn). Au contraire, un faible rapport conduit à une arrivée progressive de la floraison (cas particulier de Fuji). Néanmoins, ce rapport augmente au fil des

années pour tous les cultivars. De même, l'effet de l'arcure sur les branches varie en fonction de ce rapport; une arcure induit une augmentation de floribondité sur les cultivars à forte floraison latérale, alors qu'elle a un effet insignifiant chez les cultivars ayant une faible floraison latérale (Lauri et Lespinasse, 2001).

- *L'extinction*: ou avortement de bourgeons latéraux sur bois d'un ou de deux ans. Ce phénomène est caractéristique de Granny Smith et d'autres cultivars de type IV.
- *L'aptitude de retour à fruit*: ou le développement d'une inflorescence sur une pousse de bourse (phénomène bourse-sur-bourse). L'analyse de séquence de fonctionnement sur plusieurs années a permis de déceler ce phénomène, fréquent sur les cultivars de type IV. En effet il existe une corrélation positive entre l'aptitude au retour à fruit et l'extinction. L'aptitude au retour à fruit bourse-sur-bourse serait dû, selon Lespinasse et Delort (1993) à une augmentation de l'autonomie du rameau fructifère corrélé à un accroissement du volume de la bourse et de la longueur du rameau lui-même. D'un point de vue physiologique, les cultivars de type I se caractérisent par leur forte alternance de production (Jonkers, 1979). Ces cultivars ont un faible développement végétatif et une dissociation spatiale entre pousses végétatives et pousses fructifères. Ceci implique une faible autonomie des rameaux fructifères et amène l'arbre à ajuster l'évolution des bourgeons en fonction des réserves (Lauri et Lespinasse, 1993). Contrairement chez les cultivars de type IV, cette autonomie est facilitée par l'extinction d'une partie des points de fructifications d'une part et par une meilleure distribution des pousses végétatives et fructifères de l'autre part (Lauri *et al.*, 1995). Cependant dans les cas où un faible retour à fruit est observé, on distingue deux situations :
  - La floraison a lieu sur toutes les branches fruitières d'une façon *synchronisée* (cas de Fuji) ce qui induit une alternance de production. L'extinction est significative, mais le réveil des bourgeons latents contrebalance ce phénomène (Lauri *et al.*, 1997a).
  - La floraison est *désynchronisée* et a lieu sur une partie des branches fruitières en année N et une autre partie en année N+1. Ainsi le degré d'alternance de production est déterminé par le rapport entre pousses fructifères et pousses végétatives pour cette année.



→ *L'aptitude à donner une inflorescence (une bourse) en position terminale* : plus la fréquence à porter un fruit en position terminale est élevée (cas des cultivars du type IV), plus les branches sont arquées. Généralement, ces cultivars enchaînent un retour à fruit pour plusieurs années consécutives (Lauri *et al.*, 1997a).

Ces travaux ont permis à Lauri et Lespinasse (1998) de déduire que:

- Le retour à fruit est un critère discriminant entre les cultivars qui peut varier avec le temps et peut être fortement modifié par le mode de conduite.
- L'homogénéité de la qualité des fruits dans la couronne de l'arbre dépend de l'homogénéité de la distribution des pousses végétatives et fructifères dans cette couronne.
- L'inflorescence ne résulte pas forcément d'une croissance végétative affaiblie, mais peut être un élément moteur de l'organisation architecturale de l'arbre.
- La conduite de la branche fruitière ne peut pas être dissociée de la conduite de l'arbre entier.

#### *L'évolution des méthodes d'analyse de la croissance et la productivité de l'arbre*

Le développement des systèmes de plantation de haute densité à la fin des années soixante et l'adoption des porte-greffes nanisants, nécessite des moyens pour mesurer la croissance des arbres. Westwood et Roberts (1970) proposent la mesure de la section basale du tronc (TCSA en anglais) comme moyen d'estimer la vigueur et la productivité des arbres. Abbott et Adams (1978) appliquent cette mesure à l'échelle des charpentières, et trouvent que la somme des sections de ces branches (BCSA) est corrélée linéairement à la section du tronc. TCSA est aussi corrélée au pourcentage intercepté du PAR<sup>1</sup> et au rendement des arbres (Robinson et Lakso, 1991; Wünsche *et al.*, 2000). D'autres déterminent le rendement à partir du volume de la canopée ou par l'unité de surface foliaire (Bassi *et al.*, 1998). Mais toutes ces méthodes sont à l'échelle de l'arbre et ne tiennent pas compte des variations architecturales induites par les cultivars et les porte-greffes. Les arbres continuellement taillés n'accroissent plus leur potentiel fructifère, alors que le tronc et les charpentières continuent à

---

<sup>1</sup> PAR: "Photosynthetic Active Radiation" ou "Photosynthetic Photon Flux Density" (PPFD) tel que défini par McCree (1972) et cité par Bonhomme (1993) correspond aux longueurs d'onde qui sont absorbées par les plantes pour la photosynthèse (de 400 à 700nm).

s'élargir, ce qui induit une diminution du nombre de fruits par section de branche ou de tronc (Abbott et Adams, 1982). Hirst et Ferree (1996) montrent qu'il existe bien une relation positive entre TCSA, la hauteur des arbres et leur surface foliaire totale. Ces variables définissent d'ailleurs probablement bien la notion de vigueur de l'arbre conférée par le porte-greffe. Cependant ils notent aussi que TCSA n'explique pas la variation de la densité florale.

Ces conclusions s'expriment dans la pratique par la méthode d'extinction artificielle des bourgeons (Lauri et Térouanne, 1999). Ces propositions ont été formalisées à la fin des années 1990 par le groupe de recherche appliquée MAFCOT (acronyme signifiant *Maîtrise de la Fructification-Concepts et Techniques*) sous la forme de l'Equilifruit® (MAFCOT, 2000). Il s'agit d'un outil de mesure de la charge en fruits d'une branche fruitière à partir de son diamètre basal et du nombre de bourgeons fructifères qu'elle porte. Les travaux montrent que cette charge optimale varie en fonction du cultivar. Elle doit par ailleurs être adaptée au calibre souhaité de fruits. Cette avancée technique rappelle les travaux conduits en Angleterre dans les années 1970 mais qui, à notre connaissance n'ont pas eu de débouchés pratiques (Abbott et Adam, 1980). Toutefois, alors que l'élimination d'un nombre de bourgeons par la taille de fructification classique (type renouvellement) ne réduit pas significativement le cycle d'alternance de production (Abbott et Adam, 1982), l'extinction artificielle élimine les rameaux fructifères de faible potentiel (rameaux à l'intérieur de l'arbre et sous les branches ; Rom, 1992) et augmente le retour à fruit bourse-sur-bourse des rameaux restants (Lauri *et al.*, 2004).

### *L'évolution des modes de conduite du pommier*

Jusqu'à la fin des années soixante, la conduite des arbres fruitiers, notamment du pommier consistent à tailler les arbres d'une façon répétée et systématique pour obtenir une forme architecturale définie (gobelet, palmette, cordon...) et rigide. Cette taille dite *de formation*, est appliquée en cours des premières années suivant la plantation. Dès qu'une charpente robuste (tronc, branches charpentières) est obtenue, cette pratique est remplacée par une *taille de fructification*. Avec l'apparition des systèmes à haute densité de plantation basés sur des arbres de faible volume et dont l'objectif est d'assurer une entrée en production précoce, ces méthodes de taille sont remises en cause. Celles-ci exigent en effet des coûts importants de main-d'œuvre,

retardent la mise à fruit et ne résolvent pas les problèmes d'alternance de production (Bernhard, 1961). Toutefois, les tentatives d'adaptation de ces formes aux vergers à haute densité, en réduisant la hauteur des arbres par l'usage d'un porte-greffe nanisant ou par la taille induisent un vieillissement rapide des branches fruitières (Lepinasse et Delort, 1986). Les formes proposées pour ces vergers dans les pays anglo-saxons tel le *Central Leader* ou la *Palmette Leader* qui pérennisent la dominance de l'axe principal en éliminant les branches supérieures et concurrentes n'apportent pas une solution satisfaisante et entraînent une faible interception de la lumière à l'intérieur de l'arbre tôt en cours de saison végétative (Barritt *et al.*, 1991) et au fil des années (Robinson *et al.*, 1991). Parallèlement en France, les travaux de Lepinasse et collègues (Lepinasse, 1970; 1977) ont montré l'intérêt agronomique de suivre le développement naturel de l'arbre en évitant de lui imposer une forme définie. Ces propositions basés sur des travaux décrivant la variabilité des formes de pommier (Bernhard, 1961) se sont enrichis à partir des années 1990 par les apports de l'analyse architecturale de l'arbre (Hallé *et al.*, 1978). Elles ont conduit à une évolution des modes de conduite, notamment l'*Axe Vertical* (Lepinasse, 1980). Ce mode de conduite, s'inspire de certains types d'arbres, tels que *Reine des Reinettes* et *Golden Delicious*, où la branche est naturellement renouvelée par un complexe réitéré (défini ici comme un ensemble ramifié se développant à partir d'un bourgeon latent) situé dans sa partie proximale (près du tronc). Dans l'*Axe Vertical*, le renouvellement des branches se fait dès qu'elles commencent à vieillir et devenir retombantes (Lepinasse, 1977; 1980). Néanmoins, la vigueur de l'axe principal et le renouvellement systématique des branches fruitières peuvent avoir des effets négatifs sur la régularité et la qualité de la fructification (Lauri et Lepinasse, 2000). Ce mode de conduite se caractérise par un rapprochement du port naturel de l'arbre. Ceci a pour effet de positionner les points de fructifications dans la partie supérieure de l'arbre. Cette disjonction entre développements végétatif et florifère n'est toutefois pas observée sur les génotypes de type IV tels que *Granny Smith* à floraison terminale et à port retombant. L'axe vertical n'apparaît donc pas comme pertinent pour tous les cultivars. Le *Solaxe* (fusion du mode de conduite *Solen*<sup>2</sup> avec l'*Axe Vertical*) est proposé comme une amélioration de l'*Axe Vertical*. En premier lieu, l'axe principal

---

<sup>2</sup> Solen: mode de conduite en forme de dôme assurant le développement rapide des branches fruitières sur deux bras horizontaux au niveau du palissage et une meilleure interception de la lumière (Lepinasse et Delort, 1992).

est courbé à une hauteur adéquate (selon le porte-greffe utilisé). En second lieu, le concept du *renouvellement de la branche fruitière* est remplacé par la *branche fruitière libre*. Les branches fruitières érigées sont pareillement arquées si cette arcure n'a pas lieu naturellement suite à une mise à fruit des bourgeons terminaux (Lespinnasse, 1996; Lauri et Lespinasse, 2000).

En d'autres termes, il fallait reproduire le comportement naturel de cultivars type Granny Smith sur les cultivars appartenant aux trois autres types de fructification. C'est ainsi que le groupe MAFCOT (1999) a proposé la *conduite centrifuge* sur pommier.

La conduite centrifuge vise à situer les points de fructifications sur la périphérie des arbres, notamment sur les bourgeons terminaux des rameaux fructifères. Ainsi, pour limiter les inflorescences en surnombre sur ces rameaux (en dessus de 6 fruits/cm<sup>2</sup> de section de branche libre), les bourgeons floraux situés sur les parties proximales, sont éliminés (MAFCOT, 2000). Cette pratique surnommée *extinction artificielle* est aussi étendue sur les bourgeons situés tout au long de l'axe principal de l'arbre, d'une manière à créer un « puits de lumière » qui assure une meilleure pénétration de la lumière à l'intérieur même de la couronne de l'arbre (Lauri *et al.*, 2004 ; Willaume *et al.*, 2004).

Au Liban, le concept de branche libre n'est pas connu et les arbres sont toujours conduits en Central Leader ou des dérivés de ce dernier. La taille pratiquée par la majorité des arboriculteurs suit les modèles anglo-saxons qui recommandent des tailles de rajeunissement de l'arbre entier (Barritt et Rom, 1987 ; Elfving *et al.*, 1990) ou d'une partie des branches fruitières (Ferree et Forshey, 1988) pour améliorer l'interception de la lumière (Robinson et Lakso, 1986) et obtenir une meilleure performance des rameaux fructifères (Barritt *et al.*, 1987). Toutefois, ces modes de conduite n'ont pas abouti à une amélioration du rendement et de la qualité des fruits (Rom, 1992). La taille des rameaux (« heading cuts » en anglais) provoque une réitération de la croissance végétative (Elfving et Forshey, 1976) aux dépens du développement des pousses fructifères (Forshey et Elfving, 1989). En effet, ces modes de conduite (type Leader) qui consistent à séparer dans le temps et dans l'espace les développements végétatifs et fructifères à l'égard des cultivars de type Reine des Reinettes ne sont pas intéressants à suivre. De plus, ils affectent négativement la qualité des fruits (Tustin *et al.*, 1988) et le rendement (Barden et Marini, 1998). Les pousses végétatives sont localisées à la périphérie de l'arbre alors que les pousses

fructifères sont défavorisées et cantonnées à l'intérieur de l'arbre (Forshey *et al.*, 1992).

### *Rôle du microclimat lumineux dans la production fruitière*

Les effets du climat lumineux sur la croissance et la production des pommiers sont largement traités par la littérature (Monteith, 1972, cité dans Myneni, 1991). Chen *et al.*, (1997) montrent qu'une réduction de 40% de la lumière du jour sur trois saisons végétatives consécutives amoindrit la croissance végétative et le développement de la couronne et réduit la biomasse. Le rendement des vergers baisse avec une luminosité décroissante (Palmer, 1989; Robinson et Lakso, 1991; Wagenmakers, 1991). La floraison *per se* semble ne pas être affectée directement par le climat lumineux, néanmoins la lumière du jour est indispensable pour l'activité des abeilles pollinisatrices (Dennis, 1979). Rom et Ferre (1984) notent un retard de floraison de trois ou quatre jours si l'arbre mis dans une serre, est sujet à une diminution de lumière de 35% entre le gonflement des bourgeons et la chute des pétales. Si la lumière du jour au cours des deux mois subséquents la floraison est diminuée de 30%, l'induction florale de l'année suivante peut être compromise. Donc un déficit de lumière répercute des effets résiduels pour l'année qui suit (Jackson et Palmer, 1977; Jackson, 1980). La qualité des pommes est fortement influencée par le climat lumineux. Un déficit de lumière entre la chute des pétales et le stade de nouaison, affecte négativement le taux de nouaison, la coloration, et la teneur en amidon et en sucres solubles des fruits de Starkrimson Delicious sous serre (Rom et Ferree, 1984). La période entre nouaison et chute de juin semble la plus vulnérable à un déficit de lumière. Ainsi une diminution de 35% de l'intensité de la lumière provoque une baisse de croissance de 30% des fruits (Lakso et Corelli Grappadelli, 1992) et un délai de 2 semaines de l'export du carbone assimilé par le feuillage associé à ces fruits (Corelli *et al.*, 1994). Les fruits de Golden Delicious sont plus aplatis et susceptibles au « russetting » s'ils sont exposés à la lumière du jour, alors qu'ils le sont moins à l'ombre (Noe et Eccher, 1996). L'accumulation de l'anthocyanine, responsable de la coloration rouge est plus intense chez les fruits qui reçoivent un meilleur rayonnement ultra violet B (Reay, 1999).

L'analyse en profil vertical a révélé que le pourcentage de lumière interceptée décroît en passant du sommet de la couronne à la base de celle-ci. Le poids, le calibre et la

concentration en solubles des fruits sont positivement corrélés avec le pourcentage de lumière interceptée alors que la fermeté, l'acidité et la teneur en amidon sont négativement corrélés (Barritt *et al.*, 1987). Les fruits des branches ombragées ou recevant une lumière faible ont un calibre, une concentration de solubles et de sucres et une couleur de fond inférieurs à ceux qui sont mieux exposés au soleil (Robinson *et al.*, 1983 ; Rom et Ferree, 1984 ; Tustin *et al.*, 1988).

C'est en ombrageant une partie des arbres, et plus spécifiquement des branches autonomes que les différents auteurs révèlent le rôle respectif des pousses végétatives et fructifères dans l'assimilation et le partage du carbone. Ainsi, du point de vue physiologique, plusieurs ouvrages (Lakso, 1984; Rom et Ferree, 1984; Johnson et Lakso, 1986; Forshey et Elfving, 1989; Lakso et Corelli Grappadelli, 1992; Corelli Grappadelli *et al.*, 1994; Wünsche *et al.*, 1996), concluent les points suivants :

- Les rameaux courts et fructifères constituent la source primaire de carbone pour les jeunes fruits en début de saison végétative. Les pousses végétatives ne jouent qu'un rôle d'appui.
- Les pousses longues, notamment les pousses de bourses, sont une source de compétition en début de saison, mais contribuent ensuite significativement à l'export de carbone vers les fruits (Walcroft *et al.*, 2004). En effet les pousses végétatives longues, qui sont généralement stimulées par la taille importent le carbone pour édifier de leurs structures en début de saison.
- La lumière joue un rôle primordial dans la nouaison et la croissance des fruits en début de saison.
- Le climat lumineux affecte la qualité des fruits. Il varie selon la disposition des fruits dans la couronne de l'arbre.

#### *Rôle du mode de conduite et de la surface foliaire dans l'interception de la lumière*

L'assimilation du carbone est effectuée principalement par la photosynthèse réalisée par les feuilles. Donc le feuillage joue un rôle primordial dans l'interception de la lumière. Palmer (1980) dénombre parmi les facteurs qui affectent l'interception de la lumière: i) la quantité de feuilles ii) la distribution des feuilles, des fruits et des branches, iii) l'architecture et la taille de l'arbre, iv) les distances de plantations et v) l'orientation des rangs. Les travaux de Jackson et Palmer (1977; 1980) illustrent que la lumière interceptée par un verger peut être résumée par la différence entre la

lumière incidente au sommet de la canopée et celle atteignant le sol. L'interception de la lumière varie avec la hauteur et l'épaisseur de la canopée (Rom, 1991; Wagenmakers, 1991). Annandale *et al.* (2004) rajoutent dans leur modèle de simulation de l'interception de la lumière, l'effet de l'orientation des rangs et les angles d'azimut et de zénith pour les haies fruitières. Une canopée de faible épaisseur conjuguée avec une haute densité de plantation sont optimales pour intercepter la lumière (Robinson *et al.*, 1991) et ainsi pour la production fruitière (Bassi *et al.*, 1998). Sansavini et Corelli (1992) montrent qu'une canopée peu épaisse intercepte mieux la lumière et donne un meilleur rendement que les arbres ayant une couronne épaisse, quel que soit le porte-greffe et le système de plantation. Ces conclusions mènent Rom (1991) à estimer un seuil de 70-80% de lumière interceptée à partir de la lumière totale disponible pour obtenir des fruits en quantité et qualité optimales. Un seuil minimal de 25-30 % du PAR est nécessaire pour obtenir un taux de floraison et une coloration des fruits acceptables (Lakso, 1980). Cependant, ces estimations ne prennent pas en compte la variation du climat lumineux au sein de la canopée.

Conséquemment, plusieurs travaux traitent de la variation de l'interception de la lumière en fonction des modes de conduites et des densités de plantation. L'effet de l'architecture des arbres est calculé en mesurant l'interception de la lumière au sein de la canopée, tandis que l'effet de la distance de plantation est quantifié en mesurant l'interception totale de la lumière (Robinson *et al.*, 1991). La plupart des observations se concentrent sur la comparaison des modes de conduites par rapport à leur capacité ou efficience à capter cette lumière: Palmette Leader et Central Leader (Elfving *et al.*, 1990), Y-Trellis, Slender Spindle et Central Leader (Robinson et Lakso, 1991), Slender Spindle et Palmette (Sansavini et Corelli, 1992), Ebro, Free Palmette, Palmette et Central Leader (Ferree *et al.*, 1992) ou Y-trellis, V-trellis, Y-Solen et Slender Spindle (Hampson *et al.*, 2002)...en variant aussi les porte-greffe et la densité de plantation (Palmer *et al.*, 1992; Farque *et al.*, 2001 ; Hampson *et al.*, 2004). En résumé, les formes pyramidales (Slender Spindle, Axe Vertical...) consistent à éliminer une partie de la couronne supérieure pour diminuer la densité de surface foliaire et optimiser l'interception de la lumière. Les formes alternatives type Y-trellis, V-trellis, ou Palmette cherchent à mieux exposer la surface foliaire au soleil (Tustin *et al.*, 1998).

Sinoquet et Andrieu (1993) rappellent que l'interception de la lumière est influencée par certains paramètres de la structure du feuillage: la taille, la forme, l'orientation et

la distribution spatiale des organes de la plante. Etant donné que le feuillage est le capteur solaire de la plante (Palmer, 1980), sa structure a été largement étudiée. Dans un verger de haute densité de plantation avec une canopée continue l'interception de la lumière est une fonction du LAI<sup>3</sup> (Palmer, 1980; Palmer *et al.*, 1992; Cohen *et al.*, 1995). Dans une canopée discontinue, l'atténuation de la lumière est moindre, et les rayonnements directs ou diffus arrivent à mieux pénétrer à l'intérieur de l'arbre (Tustin *et al.*, 1998). Aussitôt que le LAI ou l'indice de surface foliaire dépasse un seuil où l'ombrage mutuel des feuilles devient important (LAI >3), l'interception de la lumière et le rendement des arbres ne sont plus corrélés avec une augmentation de LAI (Palmer, 1980; Bassi *et al.*, 1998). D'autres paramètres de structure du feuillage sont utilisés: la position et l'orientation des pousses, la distribution spatiale des feuilles, la densité et la dispersion ou le groupement des feuilles (clumping en anglais) :

- L'interception de la lumière diminue si la densité foliaire diminue, si l'aggrégation du feuillage croît, ou bien quand l'arbre vieillit et augmente de taille (Niinemets *et al.*, 2005).
- L'interception de la lumière diminue si l'orientation des feuilles tend vers une position verticale. Au contraire, une meilleure interception est obtenue si les feuilles sont en position horizontale (Farque *et al.*, 2001).
- L'interception de la lumière diminue en passant du sommet de la couronne des arbres vers sa base. Le degré de dispersion des feuilles affecte significativement le climat lumineux de la canopée (Sinoquet et Andrieu, 1993; Chen *et al.*, 1994; De Castro et Fetcher, 1999).
- Le degré de dispersion des feuilles varie selon la localisation des feuilles dans la canopée. Le feuillage externe à l'enveloppe de la couronne est plus groupé que celui qui est au sein de l'arbre et à l'ombre. En outre, ce degré de dispersion augmente avec la vigueur des arbres (Cohen *et al.*, 1995).
- Le degré de dispersion des feuilles est influencé par la longueur des entre-nœuds, l'arrangement des feuilles (phyllotaxie), leur forme et leur inclinaison (Takenaka, 1994).

---

<sup>3</sup> LAI: "Leaf Area Index" équivaut à la surface foliaire totale par unité de surface de sol (m<sup>2</sup>).



- L'efficience de l'interception de la lumière est plus élevée dans un environnement ombragé plutôt que dans un milieu directement exposé au soleil. Ceci est relié à un accroissement rapide de la densité foliaire et de l'ombrage mutuel des feuilles (Niinemets *et al.*, 2002; 2004). En effet, le nombre des feuilles peut être significativement réduit dans un milieu ombragé, ce qui diminue le degré de groupement (ou dans un autre sens augmente la dispersion) des feuilles et améliore l'efficacité de l'interception de la lumière (Planchais et Sinoquet, 1998; Farque *et al.*, 2001). L'efficience d'interception de la lumière est affectée par la forme des feuilles, la longueur de leur pétiole (Takenaka, 1994) ou par leur degré d'enroulement estimé à partir de l'angle joignant les deux moitiés transversales du limbe (Fleck *et al.*, 2003).

Néanmoins, ce changement dans la structure du feuillage peut être attribuée aussi: i) à la fertilité du sol (Niinemets et Lukjanova, 2002), ii) à l'âge et la taille des arbres (Niinemets *et al.*, 2005) et surtout au type architectural auquel le cultivar appartient (Lepinasse et Delort, 1986; Lepinasse, 1992; Lauri et Laurens, 2005).

Suite à ces conclusions, il est cohérent que le LAI ne soit pas le seul paramètre moteur dans l'analyse de la structure de l'arbre et de son influence sur le climat lumineux. En effet, Palmer (1980) affirme qu'une augmentation de la hauteur des arbres tout en ayant un LAI constant, accroît l'interception de la lumière. C'est ainsi que le LAI est remplacé par la notion de LAD<sup>4</sup> ou densité de surface foliaire. Le LAD affecte significativement la photosynthèse cumulée sur une saison végétative (Chen *et al.*, 1994). Lakso et Musselman (1976) montrent que le PAR décroît avec l'augmentation du LAD à l'intérieur de la couronne de l'arbre. Lors de simulations de l'interception de la lumière par des arbres aux formes diverses, Wagenmakers (1991) montre que les arbres ayant une faible densité de surface foliaire assurent une meilleure pénétration de la lumière.

Toutefois, tous ces travaux n'ont pas abordé le climat lumineux à l'échelle des branches, notamment les rameaux fructifères.

Le rendement des vergers est mieux corrélé avec l'interception de la lumière plutôt qu'avec le volume et la dimension de la canopée. Une meilleure efficience de

---

<sup>4</sup> LAD: "Leaf Area Density" ou surface foliaire par unité de volume ( $\text{m}^2/\text{m}^3$ ).

conversion de la lumière en fruits est obtenue si les pousses fructifères sont mieux exposées à la lumière, comme le cas des arbres conduits en Y-trellis (Robinson et Lakso, 1991; Wünsche *et al.*, 1996).

### *Méthodes de mesure des paramètres de structure du feuillage*

#### 1. La surface foliaire

Sinoquet et Andrieu (1993) présentent un article exhaustif sur les différentes techniques utilisées dans la mesure directe de la surface foliaire. La photocopie des feuilles sur des fonds de papier millimétré est la méthode de base qui a été mécanisée par l'usage des planimètres. Ces derniers ont été optimisés pour l'usage direct sur le terrain, donc sans échantillonnage destructif. Les mesures directes ont permis de déduire l'équation suivante:

$$S = A * L * l$$

Où la surface foliaire  $S$  est une fonction linéaire du produit de la longueur de la feuille  $L$  et sa largeur maximale  $l$ .  $A$  est un coefficient lié à la forme de la feuille. Il varie selon les espèces et les cultivars.

D'autre part, les relations entre la surface foliaire et le poids sec des feuilles ont rendu possible le calcul de la surface foliaire à partir de la pesée des échantillons de feuilles prélevés sur l'arbre et séchées à l'étuve. Cependant, la relation ne peut être généralisée et l'étalonnage doit être établi pour chaque cas à part; le poids des feuilles varie avec la saison, le cultivar, les conditions nutritionnelles et même au sein d'un même arbre (e.g. Le Roux *et al.*, 1999).

#### 2. Mesure de l'orientation des feuilles

Les inclinomètres et les boussoles manuels des années soixante sont maintenant remplacés par les capteurs angulaires numériques (« Digital angle sensor » en anglais), qui réduisent considérablement cette besogne en améliorant la précision.

#### 3. Mesure de la distribution spatiale des feuilles

La distribution spatiale des feuilles ou de la surface foliaire, est mesurée selon une méthode de stratification des différents niveaux de la couronne par un « clipping ». Ensuite un échantillonnage destructif permet de dénombrer les feuilles et de mesurer leur surface dans les différentes strates (Monsi et Saki, 1953 cités par Sinoquet et Andrieu, 1993; Cohen et Fuchs, 1987). Chez le pommier et chez la vigne, la méthode a été étendue à la mesure de la distribution 2D (axe vertical et axe horizontal

perpendiculaire à la direction des rangs) (Cohen et Fuchs, 1987 ; Mabrouk et Sinoquet, 1997) et aussi la distribution 3D dans des voxels (Palmer *et al.*, 1992).

La méthode des « points quadrats » permet de mesurer la dispersion des feuilles : une aiguille inclinée introduite dans la végétation permet de calculer le nombre de contacts avec les feuilles dans un échantillon délimité (Warren Wilson, 1960). Cette méthode n'est pas utilisée chez les arbres car elle nécessiterait de trop longues aiguilles, impossibles à manipuler dans le couvert.

#### 4. Les méthodes de mesures à usage multiple

Ces méthodes permettent de combiner la mesure de la distribution spatiale, l'orientation des feuilles, l'estimation de la surface foliaire et sa distribution spatiale.

La méthode des silhouettes consiste en une digitalisation 2D de la photographie de la plante prise selon un plan vertical (Bonhomme et Varlet-Grancher, 1978). Cette méthode est valable pour décrire la structure des plantes qui disposent leurs feuilles dans un même plan vertical, comme le maïs ou la canne à sucre. Mais elle ne s'applique pas aux arbres, où on ne peut pas voir tous les organes sur une seule prise de vue.

La digitalisation en 3D est la plus pertinente. Elle peut être effectuée avec ou sans contact direct avec la plante:

- Les méthodes sans contact direct se basent sur la photogrammétrie et la télémétrie optique, c'est-à-dire, des moyens qui utilisent les calculs trigonométriques entre rayons émis par l'appareil vers l'objet et réfléchis de la plante vers l'appareil. Ces méthodes sont limitées par l'impossibilité de sélectionner les points à digitaliser et de contourner l'enchevêtrement des branches ou d'atteindre les parties cachées (Moulia et Sinoquet, 1993).
- A partir des méthodes de digitalisation 3D par contact direct proposé par Lang (1973,) et Sinoquet *et al.*, (1991), se sont développés des outils plus précis et moins fastidieux pour décrire la position spatiale des organes digitalisés à l'intérieur d'un champ magnétique émis par une source annexe au digitaliseur. Moulia et Sinoquet (1993) élaborent une étude exhaustive sur les protocoles existants pour la digitalisation 3D. Ils trouvent que le digitaliseur «3Space Fastrak<sup>®</sup>» proposé par la compagnie « Polhemus » est le plus approprié. La précision de cet outil est bonne avec une marge d'erreur de 1cm. C'est en se basant sur cette méthode que Sinoquet et Rivet (1997) développent le protocole de digitalisation qui est

utilisé non seulement pour mesurer la structure du feuillage, mais aussi pour la description de la topologie et de la géométrie de l'arbre. Le "Pocometer" (Takenaka *et al.*, 1998) qui est un outil de mesure des coordonnées polaires des plantes, permet aussi de mesurer la structure tridimensionnelle des plantes, mais son usage reste restreint aux formes végétales de faible densité foliaire et de petite envergure.

#### 5. Les méthodes de mesure indirecte

Ces moyens dérivent de la méthode des "points quadrat" mais au lieu d'étudier le nombre de contacts entre la sonde et le feuillage, la fréquence des trous entre les feuilles (« gap frequency » en anglais) est analysée (Andrieu et Baret, 1993).

La probabilité qu'une sonde ou qu'un rayon ne fasse aucun contact avec les feuilles permet aussi d'étudier la dispersion des feuilles. Celle-ci peut être calculée à partir de la transmission d'un rayon solaire direct (Norman *et al.*, 1979).

Les travaux de Lang utilisent des méthodes d'inversion qui permettent de déduire de la transmission d'un rayon solaire direct, la surface foliaire et les moyennes des angles d'orientation des feuilles dans une canopée discontinue (Lang *et al.*, 1985; Lang et Xiang, 1986, Lang, 1986; 1987). Ces résultats théoriques sont validés par des mesures directes sur des céréales et d'arbres forestiers, mais ne permettent pas de déterminer que des valeurs moyennes de quelques paramètres de structure.

La photographie hémisphérique (« Fisheye » en anglais) permet d'estimer la surface foliaire, la dispersion des feuilles et les angles moyens des feuilles (Bonhomme et Chartier, 1972; Lakso 1976; 1980; Wünsche *et al.*, 1995). Cette technique simple nécessite cependant un temps pour la digitalisation des images et leur analyse ultérieure.

Outre les limitations physiques et optiques, ces méthodes ne permettent pas d'étudier la structure du feuillage à l'échelle des branches.

#### 6. Les méthodes analytiques

L'usage des outils de mesure directe est limité aux arbres de petite taille et ne peut être appliqué aux arbres forestiers et fruitiers intégrant un grand nombre de branches et de feuilles. C'est ainsi que d'autres procédés utilisent des moyens de mesure directe de certains paramètres de structure du feuillage et les utilisent pour en déduire l'assemblage d'un arbre voir d'un verger entier. Ainsi, les mesures directes de certains paramètres permet d'établir des relations allométriques telles que : nombre de feuilles/longueur de pousse, surface de feuille/longueur et largeur de feuille, angles

d'orientation des points d'insertion des feuilles ou des pétioles sur les pousses...et ainsi de suite. Ces paramètres de structure sont caractérisés par des valeurs moyennes ou des équations qui prennent en considération la variabilité (Aries *et al.*, 1993; Sinoquet et Andrieu, 1993; Casella et Sinoquet, 2003; Sonohat *et al.*, 2006). Dans un second temps, ces paramètres sont insérés dans des modèles informatiques qui reconstruisent le feuillage. Le résultat est une maquette de plante virtuelle qui regroupe les différents organes végétatifs selon leurs coordonnées spatiales (de Reffye *et al.*, 1988; Sinoquet et Rivet, 1997; Adam *et al.*, 2002). Ces méthodes permettent alors de calculer la distribution spatiale du feuillage, l'orientation des feuilles et leurs variabilité. Cette méthode permet aussi de définir les coordonnées spatiales de la périphérie de la couronne et d'estimer ainsi le volume de celle-ci.

A part la digitalisation, il faut citer la méthode « Tree Analyser » qui consiste à calculer volume et surface foliaire à partir de photos d'un arbre isolé prises sous plusieurs angles (Phattaralerphong et Sinoquet, 2005 ; Phattaralerphong *et al.*, 2006). Le volume est calculé par une approche « voxels » (Kimes et Krechner, 1983; Reche *et al.*, 2004), c'est-à-dire le pavage de l'espace occupé par la couronne par des éléments cubiques. La surface foliaire est calculée par une approche d'inversion de la porosité de la couronne. Bien que ce procédé soit rapide et facile et que sa précision soit comparable à la digitalisation 3D, la déduction des paramètres de structure du feuillage à l'échelle des branches n'est pas possible.

*L'approche analytique est adoptée dans cette étude pour la reconstruction du feuillage à partir des mesures de certains paramètres de structure. Désormais, la digitalisation des pousses annuelles nous permet de reconstruire le feuillage et d'analyser la démographie des pousses, la distribution spatiale de la surface foliaire, le volume de la couronne, le LAD (Sinoquet *et al.*, 2005) et le climat lumineux à l'intérieur de la canopée (Aries *et al.*, 1993; Sinoquet *et al.*, 1993) à l'échelle de l'arbre ou de la branche (Wünsche *et al.*, 1997; Willaume *et al.*, 2004; Sonohat *et al.*, 2006).*

### *Méthodes de mesure de l'interception de la lumière*

#### 1. Méthodes de mesure directe

Le rayonnement solaire peut être mesuré directement par des capteurs thermiques ou photoniques. Le nombre, la position et l'orientation de ces capteurs varient selon le type de rayonnement à mesurer (Chartier *et al.*, 1993). Leur performance et précision

sont largement influencées par les conditions climatiques: elles varient entre rayonnement direct et diffus (Wünsche *et al.*, 1995). De plus, leur usage reste coûteux, laborieux et restreint à l'étude du climat lumineux à l'échelle du verger et aux comparaisons intra arbres, appartenant à des formes architecturales diverses (Palmer, 1987; Barrit *et al.*, 1991; Wünsche *et al.*, 1995). Néanmoins, Sinoquet *et al.* (2001) ont essayé de mesurer l'interception de la lumière à l'échelle de la pousse en fixant des capteurs très légers sur les feuilles. Pour obtenir une précision suffisante pour l'éclairement moyen de la pousse, il faut un grand nombre de capteurs (au moins 12 par pousse). Il est alors impossible d'équiper un grand nombre de pousses, car le dispositif expérimental devient rapidement ingérable. Une méthode alternative proposée par Wünsche et son équipe consiste à envoyer des rayons laser dans la canopée et analyser le pourcentage de pousses fructifères qui interceptent les rayons laser par rapport à l'interception de la lumière par la totalité de l'arbre (Wünsche *et al.*, 1996; 1997). Cette méthode permet de discriminer l'étude du climat lumineux selon le type de pousses. Toutefois, elle ne permet qu'une analyse du rayonnement direct en section de plan vertical.

## 2. Méthodes de mesure indirecte

La photographie avec des lentilles hémisphériques permet d'estimer indirectement l'interception de la lumière à l'intérieur de la canopée, en analysant les photos par la technique de densitométrie (Lakso, 1976; Robinson et Lakso, 1989; 1991; Wünsche *et al.*, 1995). Cette méthode a été validée par les techniques de mesure directe. L'estimation des fréquences de trous dans chaque direction du ciel vue sur la photo permet d'étudier le climat lumineux direct ou diffus tout au long de la saison végétative (Lakso, 1980 ; Wünsche *et al.*, 1995). De plus la position des feuilles par rapport à l'objectif affecte largement les résultats: des feuilles trop proches masquent l'objectif alors que des feuilles très distantes sont difficiles à discerner dans une journée ensoleillée (Lakso, 1976). De plus la digitalisation des photos et le seuillage entre pixels de ciel et de végétation contient toujours une part de subjectivité (Wünsche *et al.*, 1995).

La méthode dite « Point Grid » consiste à effectuer un comptage des points ensoleillés et des points ombragés sur une grille établie sur une feuille blanche en dessous de la canopée (Wünsche *et al.*, 1995). L'analyse de l'interception de la lumière se fait en comparant le nombre total des points ensoleillés *versus* ombragés. Cette méthode est simple, rapide et ne coûte rien, mais sous-estime l'interception de la lumière par

rapport aux techniques décrites précédemment. Elle ne peut être appliquée qu'en journée ensoleillée (Wünsche *et al.*, 1995).

Toutes ces techniques ne permettent pas de discriminer l'interception de la lumière selon le type de pousses (végétatives *versus* fructifères).

### *Modélisation de l'interception de la lumière*

Les modèles d'estimation de l'interception de la lumière varient en terme de simplicité ou de complexité selon les paramètres de structure de la canopée pris en considération (Ross, 1981). Les modèles simples prennent en compte uniquement les paramètres majeurs qui affectent l'interception de la lumière. Ces modèles sont généralement utilisés pour l'étude de l'interception de la lumière à l'échelle d'un verger entier. Les modèles simples réduisent ainsi les mesures directes à quelques éléments.

Dans le cas le plus simple, c'est à dire les couverts horizontalement homogènes,, la structure est réduite à la description du LAI et l'inclinaison moyenne des feuilles. L'interception de la lumière est décrite par la loi de Beer-Lambert (Gosse *et al.*, 1986):

$$\varepsilon_i = \varepsilon_{\max} [1 - \exp(-K * LAI)]$$

Avec  $\varepsilon_i$  l'efficiencia de l'interception de la lumière par la canopée.  $\varepsilon_{\max}$  est  $\varepsilon_i$  maximale quand LAI tend vers l'infini, et K est le coefficient d'extinction qui dépend de la distribution des angles d'inclinaison des feuilles. Ces modèles sont plutôt utilisés pour les grandes cultures (e.g., céréales) et les prairies en couvert continu.

Dans les modèles purement géométriques (Jackson et Palmer, 1972), seule la lumière directe est prise en compte. Les arbres sont considérés comme des formes solides et opaques, c'est-à-dire sans porosité. Le climat lumineux à l'intérieur de la plante est négligé. Les formes utilisées sont souvent des formes simples comme des troncs de cône et des ellipsoïdes. Ces modèles sont conçus pour les vergers de haute densité de plantation qui se caractérisent par un couvert végétal continu.

Les canopées discontinues et hétérogènes des forêts, des vergers extensifs à faible densité de plantation et des arbres isolés exigent des modèles plus complexes, notamment parce que la porosité des couronnes ne peut plus être négligée. Dans les modèles hybrides qui combinent forme géométrique et loi de Beer, la couronne des

arbres est toujours assimilée à une forme simple (Palmer et Jackson, 1979, Norman et Welles, 1983) ou plus compliquée (Cescatti, 1997) remplie de milieu turbide. La densité optique de la couronne est exprimée en termes de LAD (leaf area density, exprimée en  $m^2$  de feuillage par  $m^3$  de couronne). Les modèles les plus simples considèrent que le LAD est constant dans la couronne (Palmer et Jackson, 1979). Mais cela est généralement faux (Palmer *et al.*, 1992 ; Sinoquet et Rivet, 1997). Des modèles plus complexes prennent en compte les variations spatiales de LAD (Thorpe *et al.*, 1978; Norman et Welles, 1983; Wagenmakers, 1991; Cescatti, 1997; Green *et al.*, 2003).

Jackson et Palmer (1979) et Duursma et Mäkelä (2007) proposent une version simplifiée de ce type de modèle hybride. Il s'applique aux arbres en verger, ou arbres isolés ou répartis de façon aléatoire sur la parcelle. Dans la loi de Beer, le LAI est remplacé par le rapport entre la surface foliaire totale de l'arbre sur la surface projetée de la couronne et en ajoutant un paramètre empirique, e.g pour Duursma et Mäkelä (2007):

$$\varepsilon_i = 1 / a * \phi * SA * \left[ 1 - e^{-k * LA / \phi * SA} \right]$$

Où  $a$  est la surface occupée par l'arbre (l'inverse de la densité de plantation),  $\phi$  un paramètre empirique lié à l'élévation du soleil,  $SA$  la surface projetée de la couronne et  $LA$  la surface foliaire de l'arbre.

Une autre manière de prendre en compte à la fois l'espace occupé par la couronne et les variations de LAD au sein de la couronne consiste à diviser l'espace occupé par le couvert en cubes appelés voxels, qui peuvent être vides (espace extra couronne) ou contenir du feuillage avec une densité variant d'un voxel à l'autre (espace occupé par la couronne). La discrétisation du couvert peut être réalisée en 2D, i.e. couches horizontales et tranches verticales parallèles aux rangs (Cohen et Fuchs, 1987 ; Sinoquet, 1989; Sinoquet et Bonhomme, 1992), ou en 3D (Kimes et Kirchner, 1982; Myneni, 1991; Sinoquet *et al.*, 2001). Chaque voxel est décrit par une série de paramètres: LAD, orientation des feuilles, degré de dispersion des feuilles. De même, le couvert peut intégrer plusieurs niveaux selon le degré de dispersion du feuillage (Chen *et al.*, 1994). Plus le modèle est complexe, plus grand est le nombre de paramètres à inclure. En outre la dispersion du feuillage peut être aléatoire ou non aléatoire selon les modèles. L'interception de la lumière est calculée selon la loi de



Beer-Lambert pour les modèles aléatoires, selon l'équation définie précédemment. Les modèles non aléatoires peuvent être traités selon deux approches: la loi binomiale et le modèle de Markov (Nilson, 1971). La loi binomiale est appliquée suivant le type de dispersion du feuillage. La loi binomiale positive est utilisée pour décrire une dispersion régulière, tandis que la loi binomiale négative sert à décrire une dispersion agrégative (Nilson, 1971). Le modèle de Markov inclut des probabilités d'interception conditionnelles. Vu la complexité du modèle de Markov et l'impossibilité de mesurer ses paramètres, un modèle simple consiste à introduire un paramètre de dispersion  $\mu_0$  dans la loi de Beer (Lemur et Blad, 1974):

$$Po = \exp[-K \cdot \mu_0 \cdot LAI]$$

Oker-Blom et Kellomäki (1983) proposent un autre concept pour les modèles liés aux couverts discontinus de conifères. Il s'agit d'une description multiéchelle de la structure du couvert, où les aiguilles sont aléatoirement distribuées dans les pousses, et les pousses sont aléatoirement réparties dans l'enveloppe de la couronne de l'arbre, elle-même assimilée à une forme simple. Cette agrégation des aiguilles dans le volume des pousses permet de une bonne prise en compte de la répartition non homogène du LAD dans la couronne.

Enfin, une dernière catégorie de modèles est basée sur l'utilisation de maquettes informatiques de plantes décrites en 3D à l'échelle de l'organe. Différentes techniques sont utilisées. La plus simple consiste à déterminer l'interception par la projection des éléments géométriques décrivant les organes de la plante sur un plan perpendiculaire à la direction du rayonnement. En effet la surface projetée vue de la direction du soleil (ou tout autre source de rayonnement) est la surface foliaire ensoleillée (ou éclairée par la source de lumière). Ce calcul peut être réalisé par des méthodes infographiques de Z-buffer (Ariès, 1993) ou par analyse d'image (Sinoquet *et al.*, 1998). Pour l'analyse d'image, l'utilisation de fausses couleurs attribuées aux différents éléments de feuillage permet d'estimer la distribution de l'interception au sein de la plante. C'est le principe qui est utilisé dans le logiciel VégéSTAR (Adam *et al.*, 2002). Les méthodes de projection peuvent être utilisées pour calculer l'interception du rayonnement direct et diffus. Pour ce dernier, le ciel est discrétisé en secteurs d'angle solide et le calcul est effectué pour la direction centrale de chaque secteur. L'intégration des valeurs directionnelles pondérée par la part de rayonnement diffus

venant de chaque secteur permet d'estimer le rayonnement diffus intercepté. Une discrétisation classique du ciel consiste à utiliser la « tortue » de Den Dulk (1989). Les méthodes de projection sont classiquement utilisées pour le calcul du STAR (Silhouette to Area Ratio, tel que défini par Carter et Smith, 1985).

Les méthodes de projection sont pratiques et efficaces, mais elles ne prennent pas en compte le rayonnement transmis et réfléchi par les feuilles. Ce n'est pas si grave pour le cas du rayonnement utile à la photosynthèse, car dans ce cas 85% du rayonnement est absorbé par la feuille. Pour des longueurs d'onde où les feuilles sont moins absorbantes, les méthodes de lancer de rayon peuvent être utilisées (Ross et Marshak, 1985). Elles consistent à suivre le trajet de milliers de rayons incidents dans le couvert. A chaque collision avec un élément de feuillage, une partie de l'énergie du rayon est absorbée et le rayon poursuit sa trajectoire dans une direction définie en fonction des propriétés optiques de la feuille. Ce processus se poursuit tant que le rayon transporte suffisamment d'énergie. Ces calculs sont très coûteux en temps calcul, même si la puissance des ordinateurs est en croissance constante.

Les modèles d'interception basés sur une description de la structure par des maquettes 3D des plantes peuvent être considérées comme de véritables mesures virtuelles (Room *et al.*, 1996). En effet, les calculs de lumière ne font appel à aucune hypothèse simplificatrice, et donc ne présentent aucune source d'incertitude. La seule question est la validité des maquettes utilisées. Celles-ci peuvent être construites à partir de méthodes de digitalisation comme indiqué plus haut, ou grâce à des modèles de morphogenèse topologique et géométriques type L-system (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990) ou AMAPmod (Godin *et al.*, 1997).

## **Objectif de thèse**

La lumière est un facteur essentiel de la croissance des arbres. La lumière affecte également la production et la qualité des fruits. Les modes de conduite influent directement sur la structure du feuillage ainsi que sur l'interception de la lumière. Toutefois les acteurs du développement agricole ainsi que les producteurs fruitiers du Liban ne considèrent pas la lumière comme un facteur limitant pour la croissance et la production. Dans ce contexte, le travail développé dans cette thèse est une première initiative pour mettre en évidence l'importance du climat lumineux pour des

pommiers de typologie différente. Heinecke (1967, cité dans Lakso et Musselman, 1976) estime que les effets de l'ombrage et de la taille ne sont pas critiques dans les régions à climat fortement nuageux, par rapport aux régions jouissant d'un climat ensoleillé. Les nuages transmettent et reflètent les radiations induisant un taux élevé de lumière diffuse. La photosynthèse d'une canopée ombragée réagit plus avec un accroissement de lumière diffuse plutôt qu'avec une diminution de lumière directe sur une canopée exposée au soleil (Lakso et Musselman, 1976). Donc la lumière diffuse joue un rôle primordial dans le climat lumineux à l'intérieur de l'arbre. Les probabilités moyennes qu'un rayon direct ou qu'un rayon diffus soient interceptés par la canopée sont égales à l'échelle d'une journée entière (Fush *et al.* 1976). Le climat lumineux est pareillement affecté par une lumière directe ou diffuse dans les cultures intercalaires en régions tropicales (Sinoquet et Bonhomme, 1992) ou dans une canopée discontinue tel un verger (Tustin *et al.*, 1998). D'autre part la distribution directionnelle de la lumière diffuse est uniforme alors que les différences angulaires de la lumière incidente sont particulièrement dues aux rayons directs (Chen *et al.*, 1994). Ces travaux affirment donc le rôle important de la lumière diffuse qui est aussi importante qu'un rayonnement direct. C'est cette composante qui sera étudiée dans ce travail.

D'après les travaux cités précédemment sur le rôle du climat lumineux sur le partage du carbone dans les pousses végétatives et fructifères, il est pertinent de favoriser l'exposition des points de fructifications au soleil. Cependant la littérature évoque des méthodes de taille ou de conduite qui cherchent à éliminer continuellement les pousses végétatives en périphérie de l'arbre pour favoriser l'interception de la lumière par les pousses fructifères situées à l'intérieur de la couronne. Néanmoins, le mode de conduite centrifuge casse cette approche qui dissocie les pousses fructifères et végétatives en favorisant le développement des points de fructification à la périphérie de l'arbre et en améliorant le climat lumineux de l'intérieur par la création d'un puits de lumière au centre de l'arbre (Lauri *et al.*, 2004; Willaume *et al.*, 2004).

Dans le contexte de notre étude, la taille appliquée au Liban crée une alternance de production et un regroupement des points de fructifications au centre de l'arbre. Du coup, le passage d'une taille systématique des branches fruitières vers une branche libre ne peut se faire instantanément. En outre, l'estimation du potentiel de production de branche fruitière (par section de diamètre) n'est pas envisageable pour des branches taillées d'une façon récurrente pendant plusieurs années. Ceci constitue pour

l'extinction artificielle un défi et une innovation par rapport à la taille traditionnelle, à l'image de ce qui a été réalisé en France en cours des trois dernières décennies.

Il est donc pertinent dans un premier temps de comparer l'effet de la taille de deux modes de conduites contrastées - Central Leader *versus* Conduite Centrifuge dans notre cas - sur la distribution spatiale de la surface foliaire, la démographie des pousses végétatives et fructifères ainsi que leur séquence chez des cultivars de typologie différente.

Dans un second temps, il nous a paru nécessaire d'étudier quels sont les paramètres de structure du feuillage qui influencent l'interception de la lumière. Pour répondre à cette question, le second article propose un modèle simple pour les vergers discontinus et les arbres isolés en se basant sur le modèle de Jackson et Palmer (1979). Ce modèle simple est paramétré et testé à partir de données de digitalisation d'une série de pommiers appartenant à plusieurs cultivars et conduits différemment au Liban et en Suisse.

Finalement, une troisième partie étudie le partage de l'interception de la lumière selon le type de pousses (végétatives *versus* fructifères) et à l'échelle de l'arbre. Les mêmes pommiers en Central Leader ou en Conduite Centrifuge sont examinés. L'effet du mode de conduite est observé sur les différents paramètres de structure du feuillage et de l'interception de la lumière.

L'expérience se déroule sur deux ans et utilise la digitalisation en 3D selon la méthodologie de Sinoquet et Rivet (1997) pour l'analyse de la croissance des arbres et du climat lumineux.

## ***Chapitre 3 : Matériel et Méthodes***

### **Matériel végétal**

Les expérimentations se sont déroulées dans le verger expérimental de l'Université Américaine de Beyrouth, qui se situe à la vallée de la Beqaa au Liban, à 900m d'altitude, à 33,95° N et 36,07° E.

Trois cultivars de pommes représentatifs du verger libanais ont été retenus selon leur typologie architecturale et leur mode de fructification (Lespinasse, 1992):

- Scarletspur Delicious (SS) de type « spur » ou II ;
- Golden Delicious (GD) de type standard ou III ;
- Granny Smith (GS) de type IV.

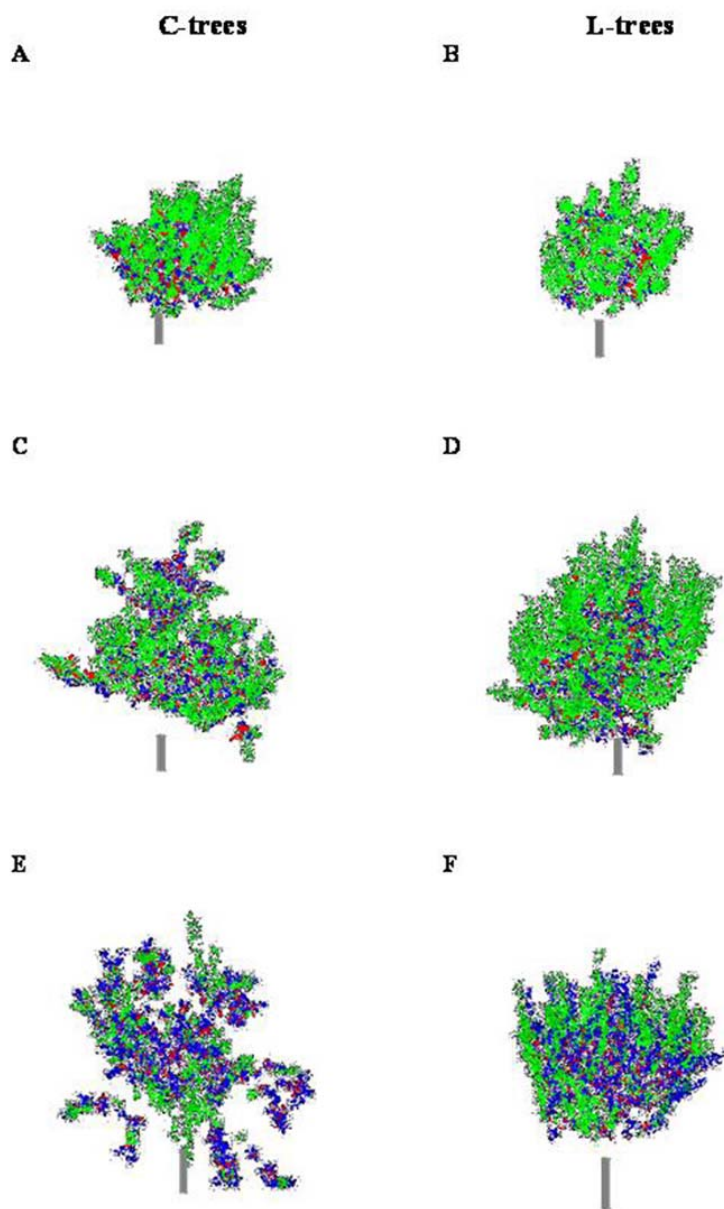
Tous les arbres ont été greffés sur M7 et importés de la pépinière Vanwell à Wenatchee (Washington, Etats-Unis). Ils ont été plantés en 1999 à des distances fixes (4m x 3,5m ). Les arbres ont été répartis en couples, dans un verger de 108 arbres (Annexe 1). Les opérations culturales ont été les mêmes pour tout le verger, notamment l'éclaircissage manuel. Réalisé en Mai 2004 lors de la première digitalisation et en Mai 2005 après la chute physiologique des fruits, il a consisté à laisser un fruit par inflorescence sur tous les arbres. Le verger entier est géré d'une manière uniforme en ce qui concerne les aspects sanitaires (traitements contre l'oïdium, le carpocapse et les acariens). La fertilisation en azote et en potasse et l'irrigation par mini diffuseurs sont identiques sur toute la parcelle.

Les arbres sont choisis dans les rangs 2, 4 et 6. Dans chaque rang, un couple de chaque cultivar existe. Un arbre est laissé en *Central Leader* et la *Conduite Centrifuge* est appliquée au second (Annexe 1). La répartition des arbres selon le mode de conduite répond à deux critères. D'une part, pour chaque couple d'arbres (de même cultivar), l'un d'entre eux est laissé en conduite *Central Leader* tandis que l'autre est mené en *Conduite Centrifuge*, de façon à avoir un nombre égal d'arbres dans chaque mode de conduite répartis aléatoirement sur la parcelle. D'autre part, la charge de l'arbre en 2003 (année précédant la mise en œuvre de l'essai), susceptible d'influencer la croissance de l'arbre et la fructification en 2004, est prise en compte : il y a autant d'arbres en forte charge qu'en faible charge dans chaque mode de conduite. Ceci a pour effet d'avoir, sur les deux traitements, une base de données homogène pour l'analyse de la démographie et la séquence des pousses.

### **Modes de conduite**

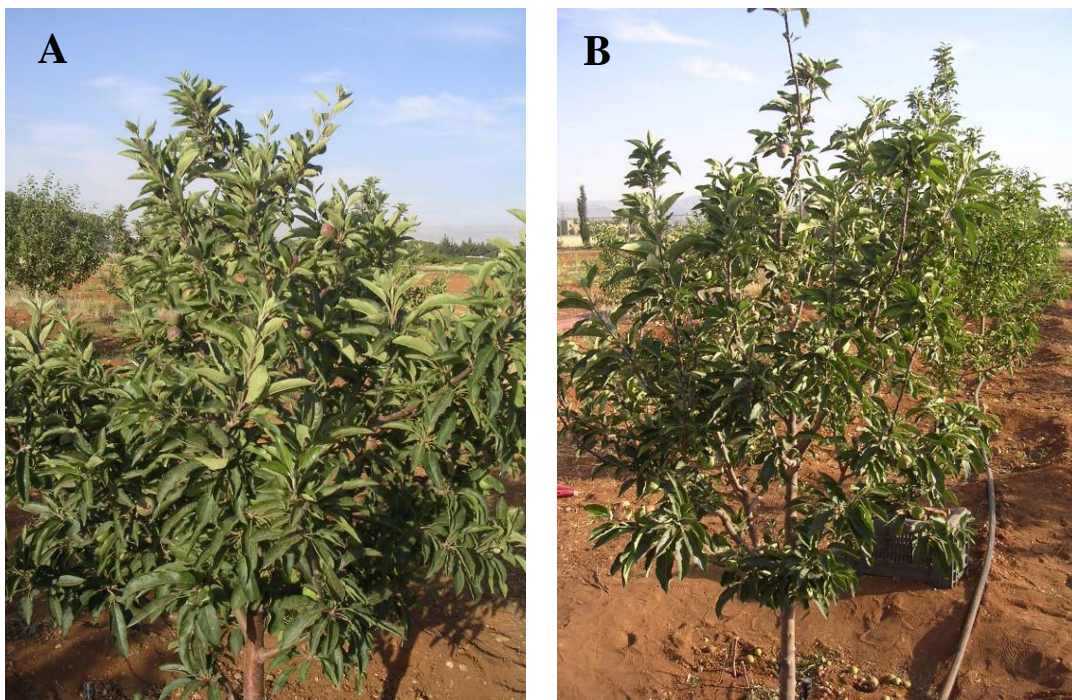
Les arbres ont été conduits uniformément en *Central leader* (L) jusqu'en cinquième année en verger (2003). A partir de 2004, la même conduite a été maintenue sur une moitié des arbres. Sur l'autre moitié la *Conduite Centrifuge* (C) a été appliquée au cours des deux années de mesures, 2004 et 2005.

La taille en *Central Leader* est réalisée en période de repos végétatif. Elle se base sur la création d'un tronc vertical dominant (central leader), en supprimant au sécateur un tiers des pousses distales et concurrentes à cet axe principal (Heinicke, 1975). Les tailles hivernales successives de cet axe ainsi que des branches charpentières ont pour but de renforcer la croissance en diamètre et en longueur. La morphologie résultante des arbres est très contrastée selon le cultivar (Figure 1).



**Figure 1** – Maquettes 3D d'arbres en vue horizontale à la même échelle, créées à l'aide du logiciel VégéSTAR (Adam et al., 2002). Les arbres sont représentatifs des trois cultivars, 'Scarletspur Delicious' (A,B), 'Golden Delicious' (C,D), et 'Granny Smith' (E,F) soumis à deux modes de conduite (C-trees, Conduite Centrifuge ; L-trees, Central Leader). Les couleurs différentes indiquent des pousses appartenant à des types différents (vert: pousses végétatives ; rouge : bourses ; bleu: pousses de bourse). D'après Stephan et al. 2007.

D'une part, on observe des arbres de faibles dimensions et compacts pour Scarletspur avec une vigueur réduite dès le début de mise à fruit (photo 1).



***Photo 1 - Scarlet Spur delicious conduit en Central Leader (A) et en Conduite Centrifuge (B).***

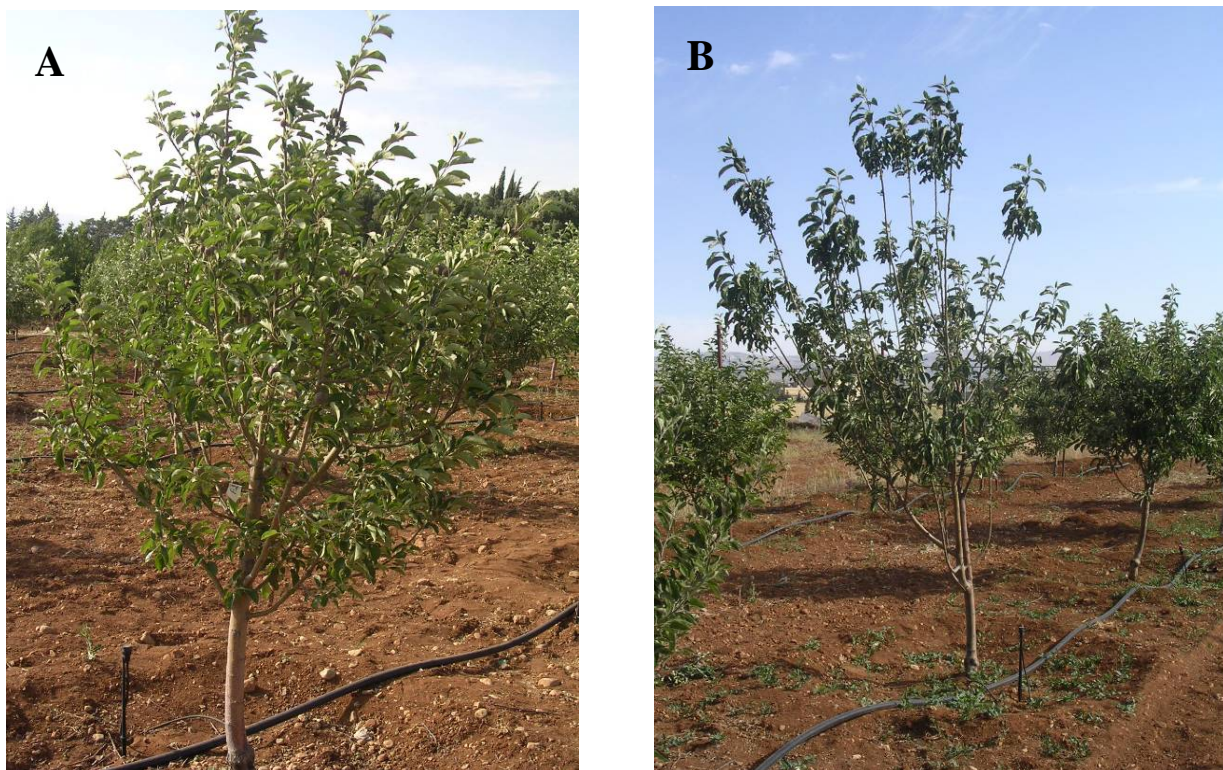


D'autre part, les arbres de Golden ont une taille intermédiaire, avec une absence de dominance apicale (photo 2).



*Photo 2 - Golden Delicious conduit en Central Leader (A) et en Conduite Centrifuge (B).*

Enfin, Granny Smith présente des arbres de grande taille avec des branches érigées (photo 3).



**Photo 3 - Granny Smith** conduit en *Central Leader* (A) et en *Conduite Centrifuge* (B).

La *Conduite Centrifuge* se fait par étapes au cours des deux années de l'expérimentation, dans le but de créer un puits de lumière au sein de l'arbre et favoriser les points de fructifications sur la périphérie de l'arbre et non pas à l'intérieur de la couronne (Lauri *et al*, 1997a ; Lauri, 2002). La taille s'effectue lors du gonflement des bourgeons et de l'apparition des boutons floraux (stades C et D).

En 2004 elle a consisté à éliminer les rameaux fructifères qui se trouvent dans la partie centrale de l'arbre de manière à créer un puits central de lumière. Les branches insérées sur le tronc en-dessous de 1,30 m ont été supprimées, ainsi que les bourgeons se trouvant sur la face inférieure des branches basses. Les rameaux fructifères les plus courts et/ou qui se trouvent dans les zones potentiellement ombrées des branches fruitières ont été éliminés. On favorise ainsi les points de fructification les mieux placés par rapport aux

rayons incidents et qui se trouvent en position terminale sur les pousses longues. Enfin, pour éviter des réitérations vigoureuses (cas de Granny Smith et Golden), les branches basses et mal positionnées (érigées) se trouvant sur les arbres vigoureux ont été conservées.

En 2005 la conduite des arbres s'est poursuivie de la même façon, mais en tenant compte de la production 2004. Les arbres qui ont peu produit en 2004, et qui tendaient à avoir une forte floraison en 2005, ont fait l'objet d'une extinction importante des bourgeons situés à la base des branches et à la face inférieure des rameaux, ainsi que les bourgeons sur bois d'un an puisqu'ils donnent des fruits de moindre qualité. Les arbres qui ont eu une forte production en 2004, et qui tendraient à avoir un taux de floraison inférieur en 2005, ont subi uniquement une extinction des bourgeons mal placés. Dans les deux cas, la charge fruitière par branche a été estimée à l'aide de « l'Equilifruit » à 5 ou 6 fruits par centimètre carré de section de branche (MAFCOT, 1999). Ce taux est calculé de manière à avoir une charge en fruit par arbre équivalente entre les deux systèmes de conduite.

### **Mesure de la structure des arbres par digitalisation 3D**

#### **1) Matériel de digitalisation**

La digitalisation 3D consiste à mesurer les coordonnées 3D des organes de la plante. Pour cela, l'opérateur positionne un pointeur sur les points à mesurer. Dans notre travail, le matériel utilisé est un digitaliseur de type POLHEMUS 3 SPACE FASTRAK®. Le digitaliseur est constitué d'une unité centrale connectée sur un micro-ordinateur, d'un transmetteur, d'un récepteur et d'une alimentation 220V (photos 4 et 5). En plus des coordonnées spatiales, cet appareil mesure aussi l'orientation du pointeur.





**Photo 4 - Matériel de digitalisation.**

*A - Le digitaliseur type Polhemus, la sphère magnétique, le pointeur et l'ordinateur.*

*B - le cube magnétique type TX4 qui a remplacé la sphère dans notre expérimentation est monté sur des caisses en plastique pour assurer une meilleure répartition du champ magnétique sur la totalité de la couronne de l'arbre, ainsi que sa stabilité. L'équerre de référence (à côté) doit également rester fixée en cours de digitalisation.*



**Photo 5 - Digitalisation des pousses.** Elle est exécutée à l'aide d'un pointeur en cliquant sur la base et le sommet de la pousse annuelle.

Le transmetteur ou émetteur type TX2 émet un champ magnétique de 2m de rayon environ. Le récepteur est un capteur qui ressemble à une petite souris d'ordinateur, et, dont la pointe est un triangle qui permet de situer n'importe quel point dans l'espace couvert par le champ magnétique et de mesurer le signal émis par le transmetteur. La position de la pointe du capteur et son orientation dans l'espace peuvent être déduites de ce signal. Pour éviter toute interférence magnétique, tous les accessoires utilisés dans le voisinage de l'appareil ne doivent pas contenir d'éléments métalliques (échelle en bois, table, parasol, chaises, équerre en plastique).

Le boîtier central du digitaliseur est relié au transmetteur et au récepteur et connecté à un ordinateur pour transmettre les coordonnées mesurées. Le logiciel POL 95 (Adam, 1999) est utilisé pour piloter le fonctionnement du digitaliseur et gérer l'acquisition et la sauvegarde des données de digitalisation sur l'ordinateur.

## 2) Mode opératoire:

La digitalisation est réalisée selon le protocole défini par Sinoquet et Rivet (1997). Elle comporte deux phases.

### a) Phase d'initialisation:

L'émetteur est mis le plus près possible de l'arbre à digitaliser de façon à pouvoir couvrir tout l'arbre par le champ magnétique émis. Ainsi, quatre caisses en plastique utilisées pour l'emballage des pommes, permettent de situer l'émetteur à la hauteur requise, selon le volume de l'arbre. L'origine des axes X, Y, Z de l'espace est défini grâce aux coordonnées des angles d'une équerre fixée au sol. L'horizontalité de l'équerre est vérifiée par un niveau à bulle. L'équerre est orientée parallèlement au rang des arbres. Cette installation se répète chaque fois que le déplacement de l'émetteur et de l'équerre est nécessaire.

### b) Phase d'acquisition:

L'acquisition des données consiste à cliquer sur les différents points de l'espace dont on veut connaître les coordonnées. Ainsi elle diffère selon le type d'information requise: digitalisation de l'arbre à l'échelle de la pousse ou digitalisation de pousses à l'échelle foliaire.

#### i) *Digitalisation de l'arbre à l'échelle de la pousse :*

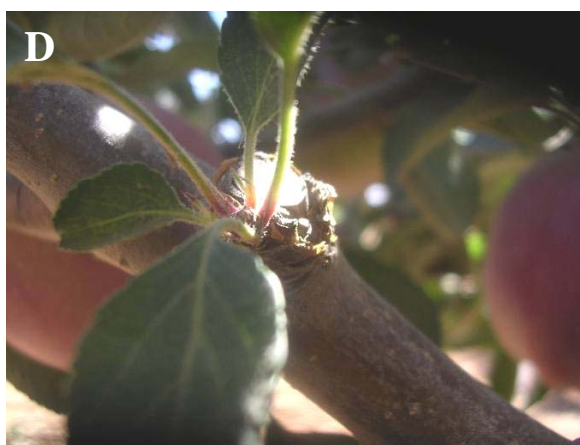
La digitalisation d'une pousse consiste à mesurer les coordonnées spatiales de sa base et de son sommet, et à noter la nature de la pousse. De plus, en 2005, la nature du bois porteur a aussi été notée. L'enregistrement se présente sous la forme suivante :

	X	Y	Z	A	B	C	Nature	Nature du bois porteur (bois d'un an) en 2005
Base	Données du digitaliseur						B, SB, LB, SV ou LV	SB, LB, SV LV, P ou L
Sommet	Données du digitaliseur							

X, Y et Z sont les coordonnées spatiales du point mesuré. A, B, C sont les angles d'Euler de l'orientation du capteur. Ils ne sont pas utilisés dans ce type de digitalisation des pousses. Toutes les pousses de l'arbre sont mesurées. Chaque type de pousse et de bois porteur est noté par un code (Lauri et Kelner, 2001 ; Willaume *et al.*, 2004) (photo 6) :



Codes des pousses annuelles	Codes du bois porteur (bois d'un an)
B = bourse portant (ou non) un fruit	SB = pousse de bourse courte (moins de 4cm)
SB = pousse de bourse courte (moins de 4cm)	LB = pousse de bourse longue (plus de 4cm)
LB = pousse de bourse longue (plus de 4cm)	SV = pousse végétative courte
SV = pousse végétative courte	LV = pousse végétative longue
LV = pousse végétative longue	P = pousse taillée (presque exclusivement sur les arbres en «central leader »
	L = bourgeon latent (pour les pousses qui partent sur des bourgeons latents sur vieux bois)



**Photo 6 - Typologie des pousses** - Bourse avec fruit associée à une pousse de bourse longue (A), Inflorescence (bourse sans fruit) avec pousse de bourse courte (B), pousse végétative longue évoluant sur une bourse de l'année précédente (C), pousse végétative courte évoluant sur un bourgeon latent sous une taille (D).

Chaque ligne correspond aux coordonnées d'un point de mesure, ainsi pour chaque organe en croissance il faut deux points de mesure : basal et apical.

Le travail se déroule à partir de la base de l'arbre. Quand une ramification est atteinte, elle est décrite. A la fin de sa description, l'opérateur retourne sur le porteur. Cela vaut pour tous les ordres de ramification. Cette méthode permet d'éviter toute confusion lors de l'enregistrement des codes et d'éviter aussi d'oublier de mesurer une partie de l'arbre.

ii) *Digitalisation à l'échelle foliaire* :

Cette digitalisation est nécessaire pour définir les relations allométriques, utilisées dans la reconstruction du feuillage associé aux pousses. Pour chaque type de croissance, nous choisissons 20 pousses au hasard (quand elles existent) par cultivar de pomme, répartis sur les arbres voisins de même nature. Ces pousses sont digitalisées selon le tableau suivant :

	#	X	Y	Z	A	B	C	nature	Longueur pousse	Nombre feuilles	Longueur feuille	Largeur feuille
Base pousse	Données du digitaliseur											
Sommet pousse	Données du digitaliseur											
Base pétiole 1	Données du digitaliseur											
Base feuille1...	Données du digitaliseur											

La position des feuilles et des pétioles est définie en pointant le récepteur à la base et au sommet du pétiole, i.e. sur la jonction axe – pétiole et la jonction pétiole – limbe. Pour ce deuxième point, la semelle du récepteur est positionnée parallèlement à la nervure centrale et à la surface du limbe. Dans cette configuration, les angles d'Euler (A,B,C) correspondent aux angles d'orientation du limbe (Sinoquet *et al.*, 1998) : A est l'azimut de la nervure centrale, B son inclinaison, et C est l'angle de rotation du limbe autour de la nervure (roulis).



### Reconstruction du feuillage 3D des arbres digitalisés

La reconstruction du feuillage est effectuée à partir de la méthode de Sonohat *et al.* (2006), qui génère le feuillage à partir de lois allométriques, de tirages aléatoires dans des lois de distributions et d'hypothèses supplémentaires. Cette méthode a été validée avec succès sur pêcher à différentes échelles. Elle a aussi été utilisée sur le cultivar de pommier Galaxy (Willaume *et al.*, 2004).

Pour une reconstruction complète du feuillage des pousses, il faut, pour chaque pousse, générer le nombre de feuilles, et pour chaque feuille générée, générer sa géométrie : taille, coordonnées spatiales et angles d'orientation. Les hypothèses suivantes sont utilisées :

- Le nombre de feuilles est estimé par une relation allométrique en fonction de la longueur de la pousse. Cette longueur de pousse est calculée à partir des coordonnées spatiales des extrémités de la pousse, obtenues lors de la digitalisation :  $L = \sqrt{(X_{bottom} - X_{top})^2 + (Y_{bottom} - Y_{top})^2 + (Z_{bottom} - Z_{top})^2}$
- La surface foliaire totale de la pousse est aussi déterminée par une relation allométrique avec la longueur de la pousse.
- On suppose que toutes les feuilles d'une pousse ont la même surface.
- La longueur et la largeur de la feuille sont calculées par des relations allométriques entre surface, longueur et largeur de feuille.
- La position de la feuille sur l'axe de la pousse est calculée en supposant que tous les entrenœuds ont la même longueur.
- La longueur du pétiole a une valeur constante.
- L'angle d'insertion du pétiole, l'inclinaison et le roulis du limbe sont tirés aléatoirement dans les lois de distribution mesurées.
- L'azimut du pétiole et de la nervure centrale de la feuille est supposé égal à l'angle phyllotaxique du pommier (135°).

Les relations allométriques, les distributions angulaires et la valeur des constantes sont établies à partir de la digitalisation des pousses à l'échelle foliaire. Pour les feuilles, la

surface a été mesurée sur des feuilles prélevées sur des arbres qui ne font pas partie des arbres digitalisés. Les feuilles ont été scannées et la surface mesurée par un planimètre (Scanman Logitech CI-202 area meter, CID Inc., USA). La longueur et la largeur des feuilles ont été mesurées par une règle, afin de calculer la fonction entre le produit de la longueur ( $L$ ) par la largeur ( $w$ ) et la surface respective ( $S$ ). Selon le degré de corrélation le plus adéquat, les relations allométriques peuvent être linéaires, exponentielles et polynomiales. Pour les relations où aucune corrélation n'a été trouvée (cas du nombre de feuilles en fonction de la longueur de pousse dans le cas des pousses courtes comme les bourses), nous avons utilisé le nombre moyen de feuille par type de pousse (Annexe 2). Les valeurs des constantes sont : i) longueur du pétiole : 3 cm ; diamètre des fruits : en juin, 2.5 cm ; à la récolte : moyenne des valeurs mesurées pour chaque cultivar. Enfin, les distributions angulaires sont calculées par classe d'angles de  $15^\circ$  pour le roulis et  $30^\circ$  pour l'élévation et l'angle d'insertion du pétiole avec l'axe de la pousse. Les relations allométriques sont établies pour chaque type de pousse et pour chaque cultivar.

D'un point de vue pratique, la reconstruction du feuillage est effectuée grâce à un programme écrit en FORTRAN (Sinoquet et Sonohat, communication personnelle). Ce programme utilise deux fichiers d'entrée. Le premier est un fichier de paramètres de reconstruction, qui comprend les paramètres des relations allométriques, les constantes, et les distributions angulaires, ceci pour chaque type de pousse (Annexe 3). Le second fichier d'entrée contient les coordonnées, le type et l'index de chaque pousse, avec une ligne par pousse. L'index permet de distinguer chaque pousse individuelle, dans sa catégorie.

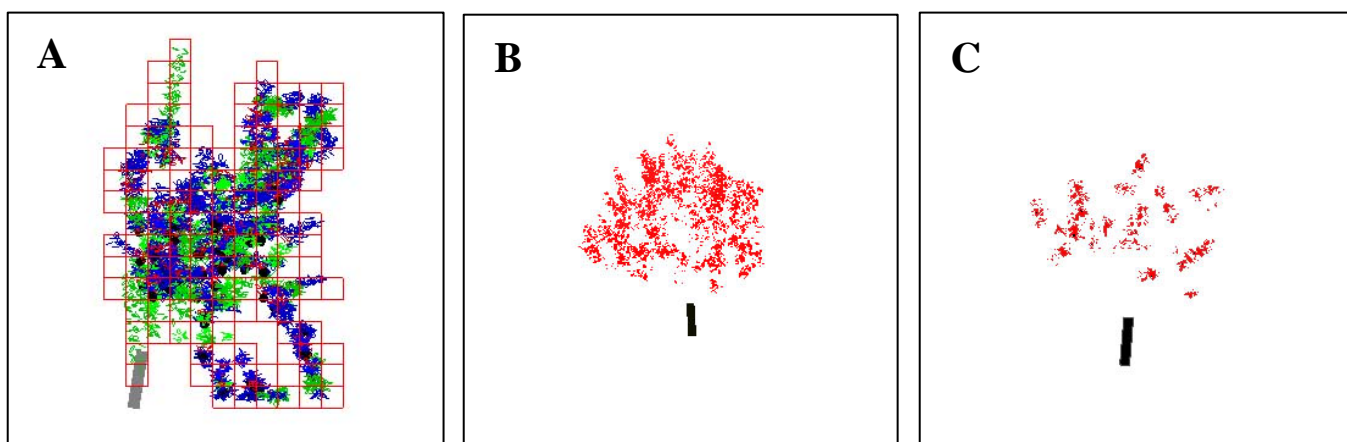
Le programme est exécuté pour chaque arbre. Le fichier de sortie est un fichier VégéSTAR, qui contient l'information géométrique de toutes les feuilles reconstituées : longueur et largeur, position spatiale de la base du limbe, angles d'Euler du limbe. L'information concernant le type de pousse ou son index est exprimée par une couleur attribuée à la feuille, selon le codage RGB (Red Green Blue, avec des valeurs variant de 0 à 255). L'affectation des couleurs dépend du type de calcul d'interception lumineuse qui est désiré. Différentes options sont proposées par le programme. Dans le cadre de ce travail, nous avons utilisé :

Option B : Les couleurs sont utilisées pour distinguer les types de pousse. Les bourses sont en rouge (R=255), les pousses de bourse en bleu (B=255) et les pousses végétatives sont en vert (G=255). Les fruits sont en noir (photo 7A).

Option C : Les couleurs sont utilisées pour distinguer chaque pousse fruitière individuellement. Pour chaque pousse fruitière (i.e. bourse plus pousses de bourse associées), une couleur différente est affectée. Le feuillage des pousses végétatives et les fruits sont en noir. Cela permet d'étudier l'éclairement à l'échelle de chaque pousse individuelle (photo 7B).

Option H : Elle permet de distinguer le feuillage des pousses végétatives longues (LVS), qui est colorié en rouge. Le reste est masqué (photo 7C).

Au final, le fichier de sortie contient autant de lignes qu'il y a de feuilles générées, et chaque ligne contient l'information géométrique et de couleur pour chaque feuille.



**Photo 7 - Illustrations des maquettes 3D des arbres par VegeSTAR (Adam, 1999).**

*A - Une maquette de Granny Smith en Option B illustrant les bourses (en rouge), les pousses de bourses (en bleu), les pousses végétatives (en vert), les fruits (en noir) et le tronc (en gris).*

*B - Une maquette de Scarlet Spur Delicious en Option C illustrant les bourses et les pousses de bourses associées. Le reste des organes est masqué (en blanc par inversion de couleur pour mieux visualiser la photo).*

*C - Une maquette de Scarlet Spur Delicious en Option H illustrant les pousses végétatives longues. Le reste des organes est masqué (en blanc par inversion de couleur pour mieux visualiser la photo).*

### **Analyse de la démographie axiale sur l'arbre entier et de la séquence de fonctionnement des pousses individuelles sur deux années consécutives**

La typologie des pousses telle que décrite en cours de digitalisation nous a permis de quantifier le nombre (et le pourcentage) de pousses par arbre pour chaque type de pousse en transférant les fichiers de POL95 sur Excel. Les bourses (B) et pousses de bourses courtes (SBS) et longues (LBS) forment ainsi le groupe des pousses fructifères (FS) tandis que les pousses végétatives courtes (SVS) et longues (LVS) constituent le groupe des pousses végétatives (VS). De plus, le nombre de pousses de bourse par bourse est calculé parmi la population des FS en 2004 et 2005.

L'analyse quantitative s'est basée sur les analyses de séquences de fonctionnement des pousses entre deux années consécutives, 2004 et 2005. Deux séquences sont retenues : tendance à produire une pousse fructifère (FS) en année  $i+1$  à partir d'une pousse fructifère (FS), retour à fruit, ou végétative (VS), tendance à fleurir, en année  $i$  (Lauri *et al.*, 1995, 1997a):

- Retour à fruit ( $\beta$ ):

$$\beta = \frac{N[FS_i - FS_{i+1}]}{N[FS_i]}$$

Où  $N[FS_i - FS_{i+1}]$  est le nombre de FS en année  $i$  qui donnent des FS en année  $i+1$ , et  $N[FS_i]$  est le nombre total de FS en année  $i$ .

- Tendance à fleurir ( $\phi$ ):

$$\phi = \frac{N[VS_i - FS_{i+1}]}{N[VS_i]}$$

Où  $N[VS_i - FS_{i+1}]$  est le nombre de VS en année  $i$  qui donnent des FS en  $i+1$ , et  $N[VS_i]$  est le nombre total de VS en année  $i$ .

Deux autres variables sont créées pour étudier le phénomène de réitération des bourgeons latents (Lauri *et al.*, 1997a). La première variable calcule dans le nombre total de bourgeons latents qui deviennent fonctionnels en année  $i+1$ , la proportion de ceux qui ont donné des VS.

- Latents induisant des végétatifs ( $\varpi$ ):

$$\varpi = \frac{N[L_i - VS_{i+1}]}{N[L_i - (VS + FS)_{i+1}]}$$

Où  $N[L_i - VS_{i+1}]$  est le nombre de bourgeons latents en année  $i$  qui évoluent en VS en année  $i+1$  et  $N[L_i - (VS_{i+1} + FS_{i+1})]$  est le nombre de bourgeons latents en année  $i$  qui donnent des VS ou FS en année  $i+1$ .

La deuxième variable calcule dans le nombre total de VS et FS en année  $i+1$ , la proportion de ceux qui proviennent de bourgeons latents en année  $i$ .

- Fonctionnels provenant des latents ( $\lambda$ ):

$$\lambda = \frac{N[L_i - (VS + FS)_{i+1}]}{N[(VS + FS)_{i+1}]}$$

Où  $N[L_i - (VS + FS)_{i+1}]$  est le nombre de VS et FS en année  $i+1$  qui proviennent de bourgeons latents en année  $i$  et  $N[(VS + FS)_{i+1}]$  est le nombre de VS et FS en année  $i+1$ .

### **Distribution spatiale de la surface foliaire**

#### **1) Volumes occupés par l'arbre et les différents types de pousses**

Le volume occupé par le feuillage a été estimé à partir de la distribution spatiale des feuilles. A partir des coordonnées des feuilles, une boîte englobante de la couronne est construite, en utilisant les valeurs minimales et maximales des coordonnées X, Y et Z de l'ensemble des feuilles. La boîte englobante est ensuite divisée en cubes appelés "voxels", dont la taille est fixée à de 0.2 m. Chaque feuille est affectée dans un voxel, en fonction de ses coordonnées spatiales. Le volume cumulé des voxels occupés par des feuilles est utilisé pour estimer le volume de la couronne de l'arbre. Ce volume a été calculé pour tout le feuillage de l'arbre, pour le feuillage des pousses fruitières et le feuillage des pousses végétatives. Pour pouvoir comparer l'effet du mode de conduite, des valeurs relatives ont été calculées:

- Volume relatif des pousses fruitières :  $VR_{FS} = V_{FS}/V_T$

- Volume relatif des pousses végétatives :  $VR_{VS}=V_{VS}/V_T$
- Volume relatif occupé simultanément par des pousses végétatives et fruitières:  
 $VR_{(FS+VS)} = ((V_{FS} + V_{VS}) - V_T) / V_T$

Etant donné qu'un même espace peut être occupé par des pousses végétatives et par des pousses fruitières,  $VR_{VS} + VR_{FS}$  peut être supérieur à 1.

## 2) Densité de surface foliaire

La distribution spatiale de la surface foliaire selon un profil vertical a été calculée. Le profil radial a été calculé à partir de la base de la couronne ( $Z_{min}$ ) au niveau du tronc. L'emplacement du tronc a été estimé aux coordonnées moyennes (X,Y) de la boîte englobante de l'arbre.

A partir des coordonnées spatiales des pousses, nous avons aussi analysé la densité de surface foliaire (LAD). Ce paramètre a été étudié uniquement en 2005, car nous avons considéré l'année 2004 comme étant une année de transition pour le mode de conduite (pour les arbres en conduite centrifuge).

Il s'agit de distribution 2D, selon la hauteur ou la distance radiale à partir du tronc. La densité de surface foliaire est le rapport entre la surface foliaire des pousses localisée dans une section définie dans un plan vertical ayant pour côté une tranche de 0.2m de hauteur ou 0.2m de distance radiale à partir du tronc. Chaque zone de la cartographie 2D est représentée par la valeur moyenne du LAD intégré sur les azimuts, i.e. moyenné dans un volume torique à section carrée (comme un pneu couché centré sur le tronc de l'arbre). Les valeurs sont divisées en 4 classes. La classe supérieure est  $LAD > 8$ , valeur correspondant à une porosité minimale et donc une interception maximale. A partir de ces données, nous avons réalisé des cartographies 2D pour comparer le LAD des différents cultivars, selon le type de pousse et le mode de conduite.

## Analyse de l'interception de la lumière

L'interception de la lumière est calculée à différentes échelles grâce au logiciel VégéSTAR (Adam *et al.*, 2002). Il s'agit d'un logiciel de visualisation 3D des arbres

digitalisés. L'interception de la lumière est caractérisée par le STAR (Silhouette to Total Area Ratio ; Carter et Smith, 1985), qui est le rapport de la surface foliaire projetée (PLA) sur un plan perpendiculaire à la direction de visée sur la surface foliaire totale (TLA). La variable de base calculée par VégéSTAR est PLA. Pour cela, il suffit de regarder la plante dans la direction du rayonnement incident (e.g. la direction du soleil) et de mesurer la surface foliaire vue de cette direction. En effet, cette surface vue est directement égale à PLA. Elle correspond à la surface éclairée dans cette direction. Dans VégéSTAR, PLA est calculée par analyse de l'image, i.e. en comptant le nombre de pixels de végétation vus sur l'image. L'utilisation des fausses couleurs utilisée pour créer la maquette permet de calculer PLA à différentes échelles : arbre entier, type de pousse (option B de reconstruction du feuillage), pousse fruitière individuelle (option C).

Les calculs de PLA sont initialement directionnels. Pour prendre en compte l'interception de la lumière diffuse – issue de la totalité du ciel – le ciel est discrétisé en secteurs d'angle solide – 46 directions telles que proposées par Den Dulk (1989) – et PLA est calculé pour chacune de ces directions. L'interception totale du rayonnement diffus est calculé en sommant les valeurs directionnelles de PLA pondérées par la quantité de rayonnement diffus incident venant de chaque secteur d'angle solide. Deux distributions de rayonnement diffus incidents peuvent être utilisés : Uniform Overcast Sky (UOC, Walsh, 1961) ou Standard Overcast Sky (SOC, Moon et Spencer, 1941). Dans ce travail, nous avons utilisé la distribution SOC.

D'un point de vue pratique, le logiciel VégéSTAR est alimenté par un fichier d'entrée contenant les informations géométriques et de couleur de chaque organe (une ligne par organe), tel qu'issu du programme de reconstruction du feuillage. Les feuilles sont représentées par des polygones, ici un hexagone respectant la relation d'allométrie entre surface et produit de la longueur et la largeur de feuille. Enfin, la séquence des directions incidentes pour lesquelles il faut calculer le PLA est donnée dans un fichier indiquant l'élévation et l'azimut de chaque direction (une ligne de fichier par direction). Le fichier de sortie de VégéSTAR contient le PLA correspondant à chaque couleur trouvée dans la scène végétale. Le fichier contient une ligne par couleur et une colonne par direction de visée. Le calcul d'intégration directionnelle des PLA se fait en dehors de VégéSTAR, avec Excel par exemple.

## Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel SPSS (SPSS version 11.5, SPSS Inc., 2002). L'analyse de variance a été utilisée pour estimer l'effet de chaque facteur indépendamment des autres, étant donné que dans la quasi totalité des cas, les interactions entre les différents facteurs sont négligeables. En cas d'effet significatif du facteur cultivar, le test post-hoc de comparaison multiple de moyennes de Duncan est utilisé. En cas d'effet significatif du facteur conduite un test T de Student sur données indépendantes est utilisé. La comparaison entre les échantillons d'un même arbre (ex. : bois porteur taillé *versus* non taillé et paramètres de structure de FS *versus* VS ; Stephan et al. 2007) a été accomplie par le test T de Student sur données dépendantes. Le seuil de significativité retenu est de 5% dans tous les cas. Par ailleurs, le test de  $\chi^2$  est utilisé pour discriminer les distributions de STAR en fonction de la conduite (Stephan et al. 2007 soumis à *Tree Physiology*).

Enfin, l'évaluation de la qualité du modèle simplifié pour l'estimation de l'interception de la lumière par un arbre isolé a été réalisée en calculant la Root Mean Squared Error (RMSE) entre les valeurs mesurées sur les maquettes d'arbres et simulées par le modèle simplifié.



## Architecture of the Pruned Tree: Impact of Contrasted Pruning Procedures Over 2 Years on Shoot Demography and Spatial Distribution of Leaf Area in Apple (*Malus domestica*)

JEAN STEPHAN<sup>1</sup>, PIERRE-ERIC LAURI<sup>2,\*</sup>, NICOLAS DONES<sup>1</sup>, NICOLAS HADDAD<sup>3</sup>,  
SALMA TALHOUK<sup>3</sup> and HERVÉ SINOQUET<sup>1</sup>

<sup>1</sup>UMR 547 PIAF, INRA, Université Blaise Pascal, F-63100 Clermont Ferrand, France, <sup>2</sup>UMR DAP, INRA-SUPAGRO-IRD-CIRAD, Equipe 'Architecture et Fonctionnement des Espèces fruitières', 2 place Viala, 34060, Montpellier, Cedex 1, France and <sup>3</sup>Faculty of Agricultural and Food Sciences, American University of Beirut, Riad El Solh 1107 2020, PO Box: 11-0236, Beirut, Lebanon

Received: 20 November 2006 Returned for revision: 12 January 2007 Accepted: 6 February 2007 Published electronically: 7 April 2007

• **Background and Aims** Demography and spatial distribution of shoots are rarely studied on pruned trees. The present 2-year study deals with the effect of pruning strategies on shoot demography and development, and consequences on the spatial distribution of leaf area in three architecturally contrasted — from type II to IV — apple cultivars: 'Scarletspur Delicious', 'Golden Delicious' and 'Granny Smith'.

• **Methods** All trees were initially subjected during 5 years to Central Leader training with winter heading on all long shoots. For 2 years, half of the trees were further trained with Centrifugal training, where removal of flowering shoots — called extinction pruning — was carried out along the trunk and at the bottom of branches at flowering time. During these 2 years, shoot type (vegetative, inflorescence) and length, and the three-dimensional spatial distribution of all shoots were assessed with an electromagnetic digitizer.

• **Key Results** Shoot demography, frequency of transitions toward an inflorescence from either an inflorescence (bourse-over-bourse) or a vegetative shoot (trend toward flowering), and the number of bourse-shoots per bourse were strongly affected by cultivar, with little influence of tree manipulation. In contrast, the proportion of vegetative long shoots developing from previous year latent buds was significantly lower in Centrifugal-trained trees for the three cultivars. Canopy volume showed large variations between cultivars, but only that of 'Granny Smith' was affected by tree manipulation in the 2 years. Spatial distribution of shoots varied significantly according to cultivar and manipulation. In 'Scarletspur Delicious' and, to a lesser extent 'Golden Delicious', the distribution of vegetative and flowering shoots in the outer and the inner parts, respectively, was not affected by tree manipulation. In contrast, in 'Granny Smith', vegetative shoots were stimulated in the periphery of Central Leader trees, whereas flowering shoots were stimulated in the periphery of Centrifugal-trained trees.

• **Conclusions** In apple, the variability of responses to contrasted pruning strategies partly depends on the genetically determined growth and flowering habit of the cultivar.

**Key words:** *Malus domestica*, apple, architecture, tree ideotype, shoot demography, shoot type, spatial pattern, centrifugal training, central leader, extinction pruning, reiteration.

### INTRODUCTION

Fruiting habits of apple trees have been investigated in several past studies (Bernhard, 1961; Lespinasse, 1977, 1980; Looney and Lane, 1984). Lespinasse and Delort (1986) classified apple trees according to their fruiting types (e.g. position of flowering on shoots, terminal vs. lateral flowering, shoot length and orientation of growth) and position of branches along the trunk (basitony vs. acrotomy). This typology has been used to analyse flowering patterns of existing cultivars (Lespinasse, 1977, 1980; Lauri *et al.*, 1995). It has also been used to describe tree architecture in progeny, leading to the proposal of four ideotypes, from type I or 'columnar type' with upright branches, high branching density and lateral flowering, to type IV

with pendant branches, low branching density and terminal bearing (Lespinasse, 1992; De Wit *et al.*, 2004). It is likely that the architectural components underlying these ideotypes are complex. Previous studies showed that the shoot growth rhythm (Costes *et al.*, 1995; Lauri and Térouanne, 1995, 1998; Costes *et al.*, 2003) and annual shoot length (Lauri and Trottier, 2004) determine in part flowering in the lateral vs. terminal position, and in the latter case inflorescence size and fruit set (Ferree and Palmer, 1982; Rom and Ferree, 1984; Proctor and Palmer, 1991; Lauri *et al.*, 1996).

Flowering and vegetative growth may be modified by training and pruning (Johnson and Lakso, 1986; Rom and Barritt, 1990). Winter pruning increases vegetative growth and decreases yield in the following season depending on the severity of pruning (Elfving and Forshey, 1976;

\* For correspondence. E-mail lauri@supagro.inra.fr

Elfving, 1990; Barden and Marini, 1998). It also influences the position of inflorescences with regard to vegetative growth, e.g. heading cuts may dissociate flowering from vegetative areas by enhancing vegetative growth in the outer part of the tree canopy and keeping inflorescences inside the canopy (Tustin *et al.*, 1988; Hoying and Robinson, 2000). This may have deleterious effects on fruit quality.

Different methods of pruning according to the length of the eliminated organs, their type (flowering vs. vegetative shoots) and the timing of cutting have been described (Barritt, 1992). However, all pruning techniques tend to reduce the excessive vegetative growth, at least in the short term. An architectural analysis of these procedures shows that the effects of pruning also vary with the architectural level at which it is done: the removal of a portion of a long shoot (e.g. heading or shortening cuts *sensu* Barritt, 1992) usually prompts a strong reiteration process, leading to vegetative shoot growth (Hallé *et al.*, 1978; Lauri, 2002), whereas the complete removal of 1-year-old short lateral shoots tends to stimulate growth of the remaining shoots (Lauri *et al.*, 2004) and fruit set of adjacent inflorescences (Lauri and Térouanne, 1999). These findings led to the proposal of pruning strategies based on the removal of flowering shoots at a young stage of growth, with less pruning of old branches (Lauri *et al.*, 1997a, b, 2004; Lauri, 2002). This procedure is called artificial extinction or, more commonly, extinction pruning. It increases leaf area of remaining shoots and light interception by the tree canopy through a decreased shoot density and a better distribution of shoots in space (Willaume *et al.*, 2004). From a physiological point of view, this procedure would then improve the physiological autonomy of the flowering shoot, especially during the period preceding June drop, by enhancing carbon assimilation necessary for current fruit and bourse-shoot growth and flower initiation in the terminal bud of the bourse-shoot (Lauri *et al.*, 2004). Note that bourse is the usual name of the small and bulging shoot bearing the apple fruit and that bourse-shoots are axillary shoots that develop from this bourse during the same year.

In this study the shoot demography and spatial distribution of leaf area were compared in two contrasted training systems: (a) the Centrifugal training system with extinction pruning carried out in the tree centre and on the underside of branches to improve light penetration within the tree (Willaume *et al.*, 2004); and (b) the Central Leader system with annual heading and shortening cuts of all long shoots situated in the periphery of the tree with the objective of reducing the size of the lateral branches that compete with the leader (Heinicke, 1975). Although the former system allows free growth of branches with a low density of laterals and a more oblique habit, the latter stimulates vegetative and upright shoot growth (Fig. 1). The objective of the study was to characterize the influence of tree manipulation on the architectural features of the tree for a range of apple cultivars. More precisely, the aim was to analyse the effects of cultivar architectural ideotype and manipulation on (a) shoot type (vegetative, inflorescence), demography and shoot length; (b) sequence of lateral development over 2 years; and (c) spatial distribution of shoots.

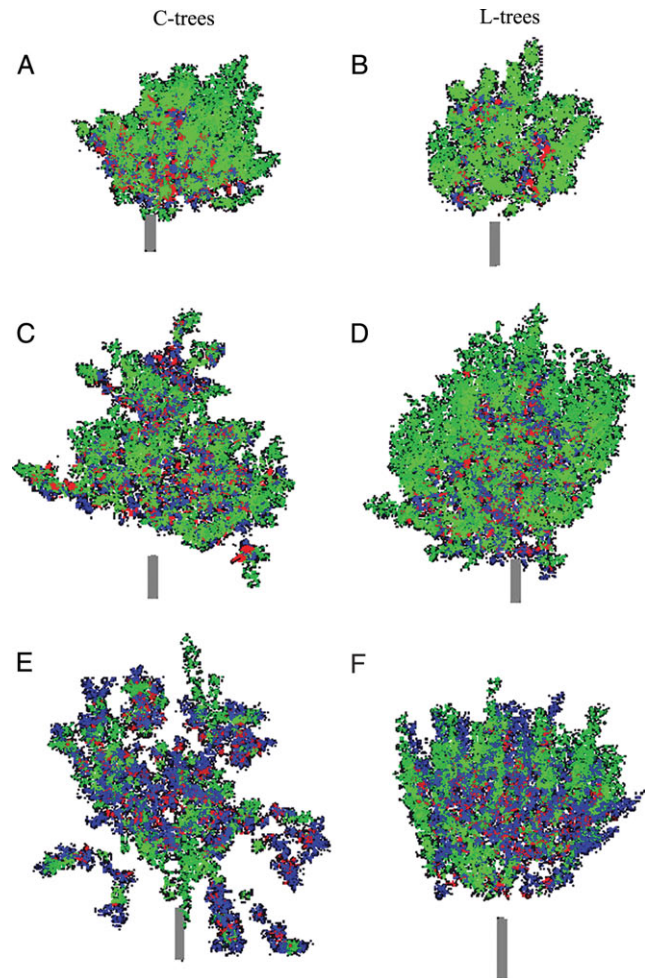


FIG. 1. Images of representative trees, and shoot type distribution (green, vegetative shoot; red, bourse; blue, bourse-shoot) according to manipulation (C-trees, Centrifugal training; L-trees, Central Leader), for 'Scarletspur Delicious' (A, B), 'Golden Delicious' (C, D) and 'Granny Smith' (E, F). Images are horizontal views synthesized with VegeSTAR software (Adam *et al.*, 2002).

## MATERIALS AND METHODS

### Plant material

The experiment was situated in the Bekaa valley, Lebanon, at 900 m above sea level in the American University of Beirut research field (Haouch Sneid; 33°95'N; 36°02'E). Trees were planted in 1999 in a randomized block design and consisted of three two-tree plots for each cultivar, one plot per row. Trees were grafted on M7 rootstock. The orchard layout was 4 × 3.5 m with South–North row orientation. Agricultural practices included irrigation with mini-sprinklers, standard fertilization and spraying.

In winter 2004, three cultivars belonging to contrasted ideotypes according to Lespinasse (1992) typology were selected: 'Scarletspur Delicious' (type II), 'Golden Delicious' (type III) and 'Granny Smith' (type IV).

### Training methods

Since plantation, trees were trained to obtain a Central Leader (Heinicke, 1975). Heading of the leader was done for the first year in order to obtain a stronger trunk made of consecutive reiterated complexes. One-third of the 1-year-old lateral shoots was headed back to reduce the competition of branches with the trunk. Only shoots competitive with the trunk were headed back. The same practices were applied to the three cultivars. Tree morphology was contrasted and was highly related to the cultivar (Fig. 1): (a) very compact and small trees for ‘Scarletspur Delicious’ with weak vigour as soon as the tree started to fruit; (b) intermediate tree size for ‘Golden Delicious’ with no obvious dominance of the trunk and most of the inflorescences located in the inner part of the tree; and (c) larger trees with vigorous vertical branches with secondary bending for ‘Granny Smith’.

For each cultivar, six healthy trees (two trees per row) were selected. In each pair, one tree was trained as previously described to a Central Leader (L), and a Centrifugal training system (C) was applied to the other one.

Centrifugal training included the following steps. In the first year (2004), all the shoots and buds along the trunk and on the underside of branches were removed to make a light well. Extinction pruning led to an average of 30–35 flowering buds per branch to approximate the expected number of fruits on Central Leader trees. All branches along the trunk were kept. In the second year (2005), there was almost no re-growth at sites where extinction pruning was carried out. Complementary extinction pruning was carried out if needed to reach the same crop load as in 2004.

Extinction pruning on C trees and shortening cuts on L trees were performed before full bloom and before bud burst, respectively. In both treatments, fruit thinning was carried out to keep one fruit per inflorescence.

### Shoot demography assessment and sequence analysis

A demographic approach was carried out at harvest from August to October in 2004 and 2005, depending on the cultivar, using the methodology developed by Sinoquet and Rivet (1997) and adapted to apple by Willaume *et al.* (2004). An electromagnetic digitizing device (Fastrak®, Polhemus; Colchester, VT, USA) was used with the adapted software POL95 (Adam, 1999). This methodology allowed three-dimensional (3D) spatial positioning of each individual shoot by recording the spatial coordinates of shoot proximal and distal ends and deriving shoot length and orientation angles. For each shoot category (see below), a sample of ten shoots per cultivar showing a large range of size was randomly collected from the trees of each treatment. It was used to compute allometric relationships between shoot length (obtained from digitizing), and (a) the number of leaves and (b) shoot leaf area. Shoot leaf area was estimated by scanning leaves and measuring their area with image processing software Scion Image. Since there were no significant differences

between the two treatments, data were merged, giving rise to 20 shoots per shoot type and per cultivar.

In 2004, annual shoots were divided into two types according to previous literature (Lauri and Kelner, 2001; Willaume *et al.*, 2004): flowering shoot (FS), which was split into bourse (B) and associated bourse-shoot(s) (BS), and vegetative shoot (VS). BS and VS were split into short and long shoots, denoted by SBS and LBS, and SVS and LVS, respectively. For BS and VS, the threshold of 4 cm was used to discriminate long from short shoots. In the second year of the experiment, 2005, the same description was used on each 2005-shoot and on the parent 2004-shoot which bore it through either terminal growth or the branching process, or below pruning cuts. In the latter case, this was mainly on L-trees. When there was no FS or VS subtending the 2005-shoot, it was assumed that the shoot issued from a 2004-latent bud (L).

Shoot sequences over 2 years were defined to characterize shoot dynamics. Parameters of bourse-over-bourse ( $\beta$ ) and trend toward flowering ( $\phi$ ) were used to quantify the tendency to make an FS in year  $i + 1$  from either an FS or a VS produced in year  $i$ , respectively (Lauri *et al.*, 1995, 1997a):

$$\beta = N[FS_i \rightarrow FS_{i+1}] / N[FS_i] \quad (1)$$

where  $N[FS_i \rightarrow FS_{i+1}]$  denoted the number of FS in year  $i$  giving an FS in the terminal position in year  $i + 1$ , and  $N[FS_i]$  denoted the total number of FS in year  $i$ .

$$\phi = N[VS_i \rightarrow FS_{i+1}] / N[VS_i] \quad (2)$$

where  $N[VS_i \rightarrow FS_{i+1}]$  denoted the number of VS in year  $i$  giving an FS in the terminal position in year  $i + 1$ , and  $N[VS_i]$  denoted the total number of VS in year  $i$ .

Two other sequences were used to characterize awakening of latent buds (Lauri *et al.*, 1997a). Parameter  $\bar{\omega}$  estimated the proportion of latent buds in year  $i$  that gave rise to VS in year  $i + 1$  among all latent buds in year  $i$  broken in year  $i + 1$ :

$$\bar{\omega} = N[L_i \rightarrow VS_{i+1}] / N[L_i \rightarrow (VS_{i+1} + FS_{i+1})] \quad (3)$$

where  $N[L_i \rightarrow VS_{i+1}]$  is the number of latent buds in year  $i$  leading to a VS in year  $i + 1$ , and  $N[L_i \rightarrow (VS_{i+1} + FS_{i+1})]$  is the number of latent buds in year  $i$  leading to a VS or an FS in year  $i + 1$ .

Parameter  $\lambda$  computed the proportion of VS and FS in year  $i + 1$  coming from latent buds in year  $i$  among all VS and FS in year  $i + 1$ :

$$\lambda = N[L_i \rightarrow (VS_{i+1} + FS_{i+1})] / N[VS_{i+1} + FS_{i+1}] \quad (4)$$

Finally, the number of bourse-shoots per bourse was analysed.

*Spatial distribution of leaf area*

As leaves were not digitized, they were generated by using the method of Sonohat *et al.* (2006), which allows reconstructing the foliage of trees digitized at shoot scale. The method uses allometry relationships and empirical distribution functions to reconstruct tree foliage properties. The method output is the spatial distribution of leaves, where size, spatial coordinates and orientation angles are generated for each leaf. The method has been carefully assessed in the case of peach trees (Sonohat *et al.*, 2006), where the spatial distribution of the foliage was shown to be correctly simulated from the reconstruction method. The method has also been previously used for apple trees (Willaume *et al.*, 2004). From the leaf distribution, further computations were used to summarize the spatial information. First the minimum and maximum values of leaf coordinates along each axis ( $X$ ,  $Y$ ,  $Z$ ) were computed,

in order to define the bounding box of the tree. The box was then virtually divided into cubes, the sides of which were 0.2 m. In computer graphics jargon, the cubes are called voxels, i.e. a nickname for 'volume element' (e.g. Reche *et al.*, 2004). Leaves were assigned to voxels according to their spatial coordinates. The cumulated volume of vegetated voxels was assumed to quantify canopy volume (Phattaralerphong and Sinoquet, 2005). Canopy volume was computed for the whole foliage, and for FS and VS, separately. The sum of canopy volumes occupied by the FS and VS may be greater than tree volume, because FS and VS may share some common canopy space, which is counted as a contribution to both FS and VS volumes. Consequently, the difference between the sum of FS and VS volumes and tree volume is the canopy volume occupied simultaneously by FS and VS. Spatial coordinates of leaves were also used to compute vertical and radial profiles

TABLE 1. Proportion of shoots according to cultivar, tree manipulation and type, in 2004 and 2005

Cultivar	Tree manipulation	No. of replications	Shoot type proportion				
			B	SBS	LBS	SVS	LVS
2004							
'Scarletspur Delicious'	C	3	0.08	0.14	0.01	0.72	0.06
	L	3	0.13	0.22	0.00	0.59	0.06
'Golden Delicious'	C	3	0.11	0.04	0.06	0.65	0.14
	L	3	0.18	0.09	0.08	0.54	0.11
'Granny Smith'	C	3	0.33	0.26	0.05	0.28	0.08
	L	3	0.19	0.12	0.06	0.49	0.14
Cultivar mean							
'Scarletspur Delicious'			0.10 <sup>b</sup>	0.06	0.00 <sup>b</sup>	0.39	0.06 <sup>b</sup>
'Golden Delicious'			0.14 <sup>b</sup>	0.18	0.05 <sup>a</sup>	0.59	0.11 <sup>a</sup>
'Granny Smith'			0.26 <sup>a</sup>	0.19	0.07 <sup>a</sup>	0.66	0.13 <sup>a</sup>
Cultivar effect							
$F$			4.95	1.75	16.68	3.20	5.37
$P$			0.02	0.21	<0.01	0.07	0.02
Tree manipulation mean							
	C		0.17	0.15	0.04	0.55	0.10
	L		0.16	0.14	0.05	0.54	0.10
Tree manipulation effect							
$F$			0.04	0.00	2.23	0.07	0.14
$P$			0.85	0.94	0.16	0.92	0.71
2005							
'Scarletspur Delicious'	C	3	0.19	0.24	0.00	0.54	0.04
	L	3	0.24	0.29	0.00	0.43	0.04
'Golden Delicious'	C	3	0.22	0.17	0.06	0.44	0.11
	L	3	0.23	0.20	0.04	0.40	0.13
'Granny Smith'	C	3	0.33	0.27	0.10	0.22	0.08
	L	3	0.33	0.26	0.07	0.22	0.12
Cultivar mean							
'Scarletspur Delicious'			0.22	0.26	0.00 <sup>c</sup>	0.48	0.04 <sup>b</sup>
'Golden Delicious'			0.23	0.19	0.05 <sup>b</sup>	0.42	0.12 <sup>a</sup>
'Granny Smith'			0.33	0.26	0.09 <sup>a</sup>	0.22	0.10 <sup>a</sup>
Cultivar effect							
$F$			2.34	1.24	21.25	3.83	6.48
$P$			0.13	0.32	<0.01	0.05	0.01
Tree manipulation mean							
	C		0.25	0.23	0.05	0.40	0.08
	L		0.27	0.25	0.04	0.35	0.09
Tree manipulation effect							
$F$			0.18	0.27	2.13	0.36	0.96
$P$			0.67	0.61	0.17	0.56	0.34

Within columns, different superscript letters indicate significant differences according to Duncan's test,  $P < 0.05$ .



TABLE 2. Proportion of bourse with zero, one and more than one bourse-shoot(s) according to cultivar and tree manipulation in 2004 and 2005

Cultivar	Tree manipulation	No. of replications	2004			2005		
			0	1	>1	0	1	>1
'Scarletspur Delicious'	C	3	0.09	0.26	0.73	0.08	0.59	0.33
	L	3	0.07	0.35	0.64	0.11	0.62	0.27
'Golden Delicious'	C	3	0.16	0.76	0.08	0.07	0.84	0.08
	L	3	0.15	0.76	0.09	0.09	0.84	0.07
'Granny Smith'	C	3	0.18	0.71	0.11	0.08	0.77	0.15
	L	3	0.22	0.68	0.10	0.09	0.78	0.13
Cultivar mean								
'Scarletspur Delicious'			0.08 <sup>b</sup>	0.31 <sup>b</sup>	0.69 <sup>a</sup>	0.10	0.61 <sup>c</sup>	0.30 <sup>a</sup>
'Golden Delicious'			0.16 <sup>a</sup>	0.76 <sup>a</sup>	0.09 <sup>b</sup>	0.08	0.84 <sup>a</sup>	0.08 <sup>c</sup>
'Granny Smith'			0.19 <sup>a</sup>	0.70 <sup>a</sup>	0.10 <sup>b</sup>	0.08	0.77 <sup>b</sup>	0.14 <sup>b</sup>
Cultivar effect								
<i>F</i>			50.95	71.39	366.21	2.74	213.51	78.61
<i>P</i>			0.01	0.01	<0.01	0.26	<0.01	0.01
Tree manipulation mean								
	C		0.12	0.58	0.30	0.08	0.73	0.19
	L		0.12	0.59	0.28	0.10	0.74	0.15
Tree manipulation effect								
<i>F</i>			0.07	0.34	0.59	11.79	2.11	5.02
<i>P</i>			0.82	0.62	0.52	0.07	0.28	0.15

Within columns, different superscript letters indicate significant differences according to Duncan's test,  $P < 0.05$ .

of leaf area per 0.2 m layer. The vertical profile was computed from the base of the bounding box ( $z_{\min}$ ). The radial profile was computed from the crown base ( $z_{\min}$ ) at the trunk location (assumed to be  $x_{\text{mean}}$  and  $y_{\text{mean}}$  of the bounding box). All profiles of leaf area were computed separately for FS and VS.

#### Statistical analyses

All statistical analyses were carried out using SPSS software (SPSS version 11.5, SPSS Inc., 2002). The following

variables were subjected to analysis of variance (ANOVA): (a) proportions of shoot types, i.e. LVS and SVS, bourse, LBS and SBS, and number of BS per B; (b) parameters of bourse-over-bourse, trend toward flowering, latent buds leading to vegetative shoots and proportion of growing shoots coming from latent buds; and (c) volume of the tree, fraction of the tree volume occupied by VS and FS, and simultaneously occupied by FS and VS. Eventually the spatial distribution of leaf area within each tree canopy was summarized as follows: the cumulated leaf area of VS and FS as a function of height ('vertical

TABLE 3. Bourse-over-bourse ( $\beta$ ) and trend toward flowering ( $\phi$ ) according to cultivar and tree manipulation

Cultivar	Tree manipulation	No. of replications	$\beta$	From LBS	$\phi$	From LVS
'Scarletspur Delicious'	C	3	0.28	0.05	0.25	0.23
	L	3	0.50	0.01	0.33	0.17
'Golden Delicious'	C	3	0.23	0.74	0.31	0.39
	L	3	0.40	0.54	0.55	0.20
'Granny Smith'	C	3	0.56	0.31	0.65	0.69
	L	3	0.76	0.42	0.65	0.45
Cultivar mean						
'Scarletspur Delicious'			0.36 <sup>b</sup>	0.03	0.29	0.17 <sup>b</sup>
'Golden Delicious'			0.31 <sup>b</sup>	0.64	0.43	0.30 <sup>b</sup>
'Granny Smith'			0.66 <sup>a</sup>	0.36	0.65	0.57 <sup>a</sup>
Cultivar effect						
<i>F</i>			447.10	15.03	8.35	38.57
<i>P</i>			<0.01	0.06	0.10	0.03
Tree manipulation mean						
	C		0.35 <sup>b</sup>	0.37	0.40	0.44 <sup>a</sup>
	L		0.54 <sup>a</sup>	0.32	0.51	0.25 <sup>b</sup>
Tree manipulation effect						
<i>F</i>			310.38	0.25	2.26	23.94
<i>P</i>			<0.01	0.67	0.27	0.04

For both variables, the proportion of 2005-inflorescences issued from long 2004-shoots, i.e. LBS for  $\beta$ , LVS for  $\phi$ , was determined. Within columns, different superscript letters indicate significant differences according to Duncan's test,  $P < 0.05$ .

TABLE 4. Proportion of 2004-latent buds leading to 2005-vegetative shoots among all latent buds developing in 2005 ( $\varpi$ ) and proportion of 2005-shoots developing from 2004-latent buds ( $\lambda$ ) according to cultivar and tree manipulation

Cultivar	Tree manipulation	No. of replications	$\varpi$	$\lambda$
'Scarletspur Delicious'	C	3	0.81	0.19
	L	3	0.88	0.67
'Golden Delicious'	C	3	0.48	0.00
	L	3	0.94	0.39
'Granny Smith'	C	3	0.73	0.00
	L	3	0.79	0.22
Cultivar mean				
'Scarletspur Delicious'			0.85	0.43
'Golden Delicious'			0.71	0.20
'Granny Smith'			0.76	0.11
Cultivar effect				
<i>F</i>			0.39	6.21
<i>P</i>			0.72	0.14
Tree manipulation mean				
C			0.68	0.06 <sup>b</sup>
L			0.87	0.43 <sup>a</sup>
Tree manipulation effect				
<i>F</i>			2.14	22.88
<i>P</i>			0.28	0.04

Within columns, different superscript letters indicate significant differences according to Duncan's test,  $P < 0.05$ .

profile' indexed by the distance from the orchard floor) and as a function of the distance from the trunk at the base of the crown ('radial profile') planes was computed. To avoid extreme values due to isolated branches, especially in C-trees of 'Granny Smith', statistical tests were carried out on distances corresponding to 50 % of cumulative leaf area. Cultivar and tree manipulation were considered as main factors. Since there was no significant tree effect, it was discarded from the model, as were the interactions between these factors. Duncan's multiple range test was computed when the cultivar effect was significant. The comparison between tree manipulations was performed with a two-sample *t*-test. Comparison for dependent samples, such as the LVS length borne by pruned parent shoots on the same L-tree for the three cultivars, was performed with a paired *t*-test (Table 6). Results with  $P < 0.05$  were considered to be statistically significant.

TABLE 5. Length of long vegetative shoots (LVS; sample size indicated between parentheses) in 2005 borne on non-pruned parent shoots in 2004, as affected by tree manipulation, for the three cultivars

Cultivar	Tree manipulation		<i>P</i>
	C-Trees	L-Trees	
'Scarletspur Delicious'	14.97 ( <i>n</i> = 65)	18.30 ( <i>n</i> = 98)	*
'Golden Delicious'	15.70 ( <i>n</i> = 358)	18.25 ( <i>n</i> = 307)	*
'Granny Smith'	16.69 ( <i>n</i> = 317)	21.11 ( <i>n</i> = 94)	*

Between columns, significant differences according to independent *t*-test at  $P < 0.05$  are indicated by \*.

TABLE 6. Length of long vegetative shoots (LVS) in 2005 borne on non-pruned and pruned shoots on L-trees of the three cultivars

Tree manipulation	<i>n</i>	Vegetative shoot length (cm)
L-trees pruned shoots	9	19.59 <sup>a</sup>
L-trees non-pruned shoots	9	16.87 <sup>b</sup>

Superscript letters indicate significant differences between pruned and non-pruned 2004-shoots of the merged three cultivars, paired samples *t*-test at  $P < 0.05$ .

## RESULTS

### Shoot demography

Tree manipulation did not significantly affect the proportion of shoot types in both years (Table 1). The proportion of B according to the number of BS per bourse was significantly influenced by the cultivar, except the 'zero BS' class in 2005, but was not influenced by tree manipulation (Table 2). 'Scarletspur Delicious' had a significantly higher proportion of B with more than one BS, and a lower proportion of B with only one BS in both years. 'Golden Delicious' and 'Granny Smith' showed similar figures in 2004, but in 2005 'Granny Smith' had the lowest proportion of B with one BS while 'Golden Delicious' had the lowest proportion of B with more than one BS.

Cultivar significantly influenced the proportion of long shoots, whether LBS or LVS, in the two years (Table 1). 'Scarletspur Delicious' had almost no LBS and a low proportion of LVS, while 'Granny Smith' reached 0.09 for LBS in 2005 and 0.13 for LVS in 2004. Bourse proportion was also affected by cultivar in 2004, but the difference was non-significant in 2005. SVS proportion differed, but not significantly, between the three cultivars.

In all cases, 'Scarletspur Delicious' had significantly fewer long shoots (LBS and LVS) than 'Golden Delicious' and 'Granny Smith' in both years. 'Granny Smith' had higher proportions of B (although non-significant in 2005) and LBS than the other two cultivars.

### Sequence of shoot development over 2 years

There was a significant effect of tree manipulation on bourse-over-bourse ( $\beta$ ), with higher values on L-trees compared with C-trees but without significant effect on the length of BS (Table 3). Trend toward flowering ( $\phi$ ) was not significantly changed by tree manipulation, but there was a significant increase of the length of VS supporting a terminal inflorescence on C-trees compared with L-trees (Table 3).

Bourse-over-bourse ( $\beta$ ) was significantly higher for 'Granny Smith' compared with 'Scarletspur Delicious' and 'Golden Delicious'. It occurred more frequently from LBS on 'Golden Delicious' than on 'Scarletspur', with 'Granny Smith' in the intermediate position.

There was no significant difference in the trend toward flowering ( $\phi$ ) between cultivars. However, trend toward

TABLE 7. Total canopy volume per tree, and relative volume occupied by leaves of flowering (FS) and vegetative (VS) shoots separated, and by leaves of both fruiting and vegetative shoots (FS + VS)

Cultivar	Tree manipulation	No. of replications	Total tree volume (m <sup>3</sup> )	Relative volume		
				FS	VS	FS + VS
2004						
‘Scarletspur Delicious’	C	3	1.38	0.30	0.92	0.22
	L	3	1.34	0.41	0.94	0.35
‘Golden Delicious’	C	3	4.51	0.49	0.92	0.41
	L	3	3.69	0.57	0.89	0.46
‘Granny Smith’	C	3	4.65	0.66	0.76	0.43
	L	3	3.19	0.51	0.83	0.34
Cultivar mean						
‘Scarletspur Delicious’		6	1.36 <sup>b</sup>	0.36	0.93 <sup>a</sup>	0.29
‘Golden Delicious’		6	3.92 <sup>a</sup>	0.53	0.90 <sup>a</sup>	0.39
‘Granny Smith’		6	4.10 <sup>a</sup>	0.59	0.80 <sup>b</sup>	0.43
Cultivar effect						
<i>F</i>			10.48	2.11	4.64	1.93
<i>P</i>			<0.01	0.16	0.03	0.19
Tree manipulation mean						
	C	9	3.52	0.49	0.87	0.35
	L	9	2.74	0.50	0.89	0.38
Tree manipulation effect						
<i>F</i>			2.03	0.01	0.30	0.27
<i>P</i>			0.18	0.91	0.59	0.62
2005						
‘Scarletspur Delicious’	C	3	1.70	0.59	0.85	0.44
	L	3	1.71	0.56	0.87	0.43
‘Golden Delicious’	C	3	4.94	0.51	0.90	0.41
	L	3	4.77	0.51	0.92	0.43
‘Granny Smith’	C	3	6.72	0.75	0.57	0.32
	L	3	3.73	0.64	0.68	0.32
Cultivar mean						
‘Scarletspur Delicious’		6	1.70 <sup>b</sup>	0.58	0.91 <sup>a</sup>	0.44 <sup>a</sup>
‘Golden Delicious’		5	4.84 <sup>a</sup>	0.51	0.86 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>
‘Granny Smith’		6	5.22 <sup>a</sup>	0.70	0.62 <sup>b</sup>	0.32 <sup>b</sup>
Cultivar effect						
<i>F</i>			8.25	1.62	4.04	4.17
<i>P</i>			<0.01	0.24	0.04	0.04
Tree manipulation mean						
	C	8	4.39	0.61	0.76	0.34
	L	9	3.40	0.59	0.82	0.99
Tree manipulation effect						
<i>F</i>			1.77	0.09	0.27	0.01
<i>P</i>			0.21	0.49	0.61	0.86

Within columns, different superscript letters indicate significant differences according to Duncan's test,  $P < 0.05$ .

flowering occurred significantly more on LVS for 'Granny Smith' than for 'Golden Delicious' and 'Scarletspur'.

When a 2004-latent bud developed in 2005, it mainly gave rise to a VS ( $\bar{\omega}$ ) without a significant effect of cultivar or tree manipulation (Table 4). However the proportion of 2005-shoots developing from 2004-latent buds ( $\lambda$ ) was significantly affected by tree manipulation although there was no significant effect of the cultivar.

#### Vegetative shoot length

Due to the low number of long bourse-shoots for 'Scarletspur Delicious' (data not shown) and the absence of significant differences between 'Golden Delicious' and 'Granny Smith' for this trait, only vegetative long shoots were considered. For all cultivars, there was a significant effect of tree manipulation on shoot length, with longer

shoots on L-trees compared with C-trees (Table 5). In the former case, the length of vegetative shoots was also dependent on the pruning status of the parent shoot: 2005-LVS branched on 2004-pruned shoots were significantly longer than 2005-LVS branched on 2004-non-pruned shoots (Table 6).

#### Spatial distribution of leaf area

The spatial distribution of shoots was affected by both cultivar and tree manipulation, with more leaning and bent shoots in C-trees than in L-trees, leading to higher canopy volume, especially for 'Golden Delicious' and 'Granny Smith' (Fig. 1). These effects could be quantified by the following variables: total canopy volume, and relative volume occupied by, and distribution of, FS and/or VS.

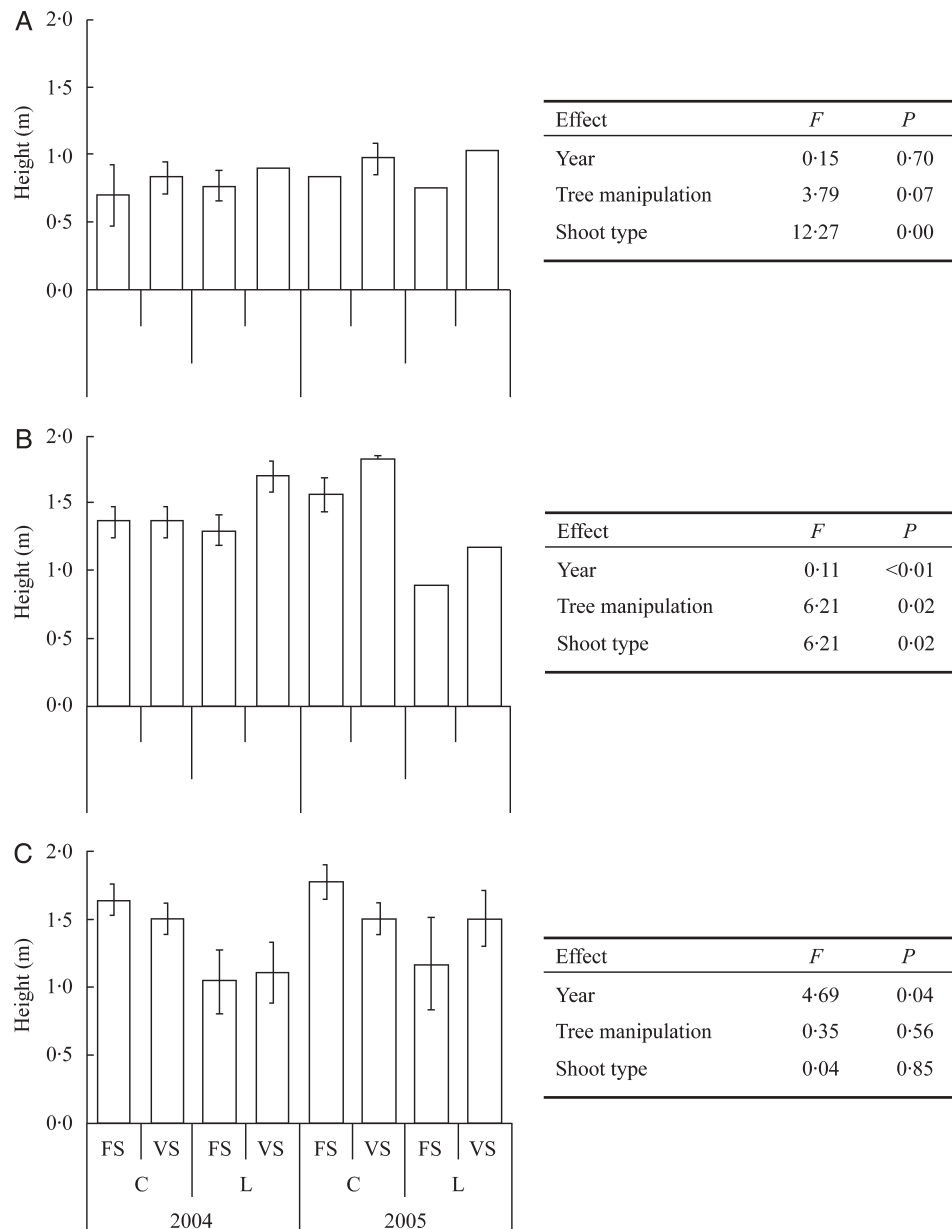


FIG. 2. Vertical profile of leaf area of flowering (FS) and vegetative (VS) shoots according to tree manipulation (C, Centrifugal training; L, Central Leader), and year (2004, 2005), and for three cultivars, 'Scarletspur Delicious' (A), 'Golden Delicious' (B) and 'Granny Smith' (C). Vertical bars (mean per tree  $\pm$  s.d. when different from 0;  $n = 3$ ) represent the height reached by 50% of the cumulated leaf area from the orchard floor. Results of the ANOVA are given for each graph.

There was a significant effect of the cultivar on canopy volume, with values for 'Golden Delicious' and 'Granny Smith' around 3-fold greater than for 'Scarletspur Delicious', without significant effect of tree manipulation in both years (Table 7). The relative volume occupied by leaves of FS ranged between 30 and 75 %, and was not significantly influenced either by cultivar or by tree manipulation (Table 7). In contrast, the relative volume occupied by leaves of VS was significantly influenced by the cultivar in both years, with higher values for 'Scarletspur Delicious' and 'Golden Delicious' compared with 'Granny Smith'. From 20 to 46 % of canopy volume was simultaneously

occupied by FS and VS, with no significant influence of the cultivar or tree manipulation (Table 7). However, the distribution of leaf area density of FS and VS was almost spatially uncorrelated, which indicated some spatial separation in both types of shoots, and without significant effect of cultivar and tree manipulation on these correlations (data not shown).

Cultivars were clearly discriminated by vertical and radial profiles of leaf area, with half of total leaf area below 1 m and within 1 m from the trunk in 'Scarletspur Delicious', whereas it was between 1 and 1.8 m from the ground and between 1 and 1.5 m from the trunk



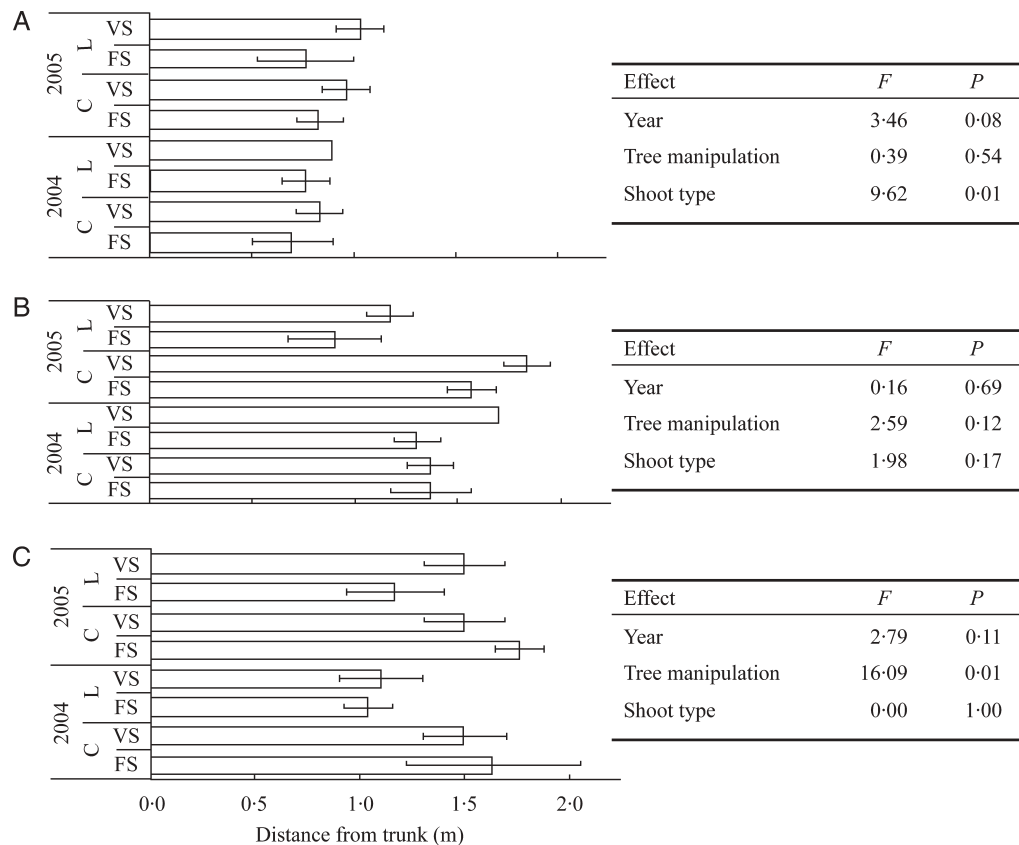


FIG. 3. Radial profile of the leaf area of flowering (FS) and vegetative (VS) shoots according to tree manipulation (C, Centrifugal training; L, Central Leader), and year (2004, 2005), and for three cultivars, 'Scarletspur Delicious' (A), 'Golden Delicious' (B) and 'Granny Smith' (C). Horizontal bars (mean per tree  $\pm$  s.d. when different from 0;  $n = 3$ ) represent the distance from the trunk at crown base reached by 50% of the cumulated leaf area. Results of the ANOVA are given for each graph.

for 'Golden Delicious' and 'Granny Smith' ( $P < 0.01$  for both profiles, data not shown; see Figs 2 and 3). Since for both leaf area distributions the respective effects of year, treatment and shoot type differed between cultivars, analyses were carried out on each cultivar independently.

Concerning the vertical profile of leaf area, the only significant effect in 'Scarletspur Delicious' was shoot type with VS above FS (Fig. 2A), whereas in 'Granny Smith' it was year, with a higher canopy in 2005 compared with 2004 (Fig. 2C). In 'Golden Delicious', all variables had significant effects, with higher trees in 2005 compared with 2004, higher C-trees compared with L-trees, and higher VS compared with FS (Fig. 2B).

Concerning the radial profile of leaf area, there was no significant effect of year (Fig. 3A–C). 'Scarletspur Delicious' was characterized by a significant effect of shoot type, with an outward development of VS compared with FS (Fig. 3A). 'Granny Smith' was characterized by a significant effect of tree manipulation, with a larger canopy for C-trees compared with L-trees (Fig. 3C). There was no effect of either variable on the radial distribution of leaf area for 'Golden Delicious' (Fig. 3B).

## DISCUSSION

The respective effects of cultivar and tree manipulation were analysed on several architectural traits, especially flowering, of apple trees over 2 years using a digitizing method which permitted the creation of a database of shoot types and position in space.

There was a significant effect of the cultivar on shoot demography and 2-year shoot sequence. These results confirmed previous findings describing apple ideotype characteristics (e.g. higher bourse-over-bourse in type IV compared with type II cultivars; Looney and Lane, 1984; Lespinasse, 1992; Lauri and Lespinasse 1993; Lespinasse and Delort, 1993; Lauri *et al.*, 1997a). The present study further showed that the number of bourse-shoots per bourse could be suggested as another discriminating factor among apple cultivars.

A significant effect of tree manipulation was shown on the behaviour of latent buds and shoot length. L-trees were characterized by a significantly higher proportion of 2005-shoots developed from 2004-latent buds. This new shoot population, typically composed of long vegetative

shoots, originated mainly on the side of shoots that were subjected to heading cuts in the previous winter. From an architectural point of view, regular heading cuts would therefore induce the formation of reiterated complexes (Hallé *et al.*, 1978; Fisher and Hibbs, 1982), which renewed the structural vegetative framework of the tree. Tree manipulation could also affect the flowering pattern, and Centrifugal training has been shown to increase return-bloom at whole-tree level and especially bourse-over-bourse (Lauri *et al.*, 2004). This was not observed in the present study, and could be attributed to the fact that in the first year of the experiment tree manipulation on C-trees removed older flowering shoots in the tree centre that had a greater capacity for bourse-over-bourse compared with the younger reproductive shoots on the external part of the canopy (Lauri *et al.*, 1997a).

The distribution of leaves in a fruit tree canopy has usually been studied through the use of horizontal and vertical transects across the canopy (e.g. Sansavini and Corelli, 1992) or a laser-assisted canopy scanning device (e.g. Wünsche and Lakso, 2000), which permit only a 2D representation of the tree canopy. In the present study, whole-tree digitizing, although involving higher labour costs than the above-mentioned studies, proved to be efficient to obtain detailed information on the 3D distribution of shoot and leaf area. It was shown here that the architectural disjunction between vegetative and flowering shoots characterizing type II cultivars to which 'Scarletspur Delicious' belongs (i.e. flowering occurs on poor vegetative growth; Lauri and Laurens, 2005; Costes *et al.*, 2006) corresponded to a spatial disjunction between shoot types, with vegetative shoots in the outer part of canopy and flowering shoots in the inner part with no influence of tree manipulation (Figs 2A and 3A). A similar trend was noticed in the type III cultivar, 'Golden Delicious'. On the other hand, the distribution of vegetative and flowering shoots was affected by tree manipulation in type IV cultivar 'Granny Smith': vegetative shoots were stimulated in the periphery of Central Leader trees, whereas flowering shoots were stimulated in the periphery of Centrifugal-trained trees (Figs 2C and 3C), with a significant radial development of C-trees compared with L-trees. Both traits were related to the flowering behaviour of 'Granny Smith' ('tip-bearing' cultivar with a high proportion of bent shoots; Lespinasse, 1977; Forshey *et al.*, 1992). These contrasted reactions to tree manipulation bring more support to the idea that to optimize fruiting of the apple tree, training systems should be adapted to the cultivar intrinsic growth and flowering habit (Lauri and Laurens, 2005).

In conclusion, this study clearly showed that although each cultivar has its own architectural characteristics, tree manipulation may significantly affect shoot type population and shoot leaf area distribution in space. The study therefore suggested that research on canopy architecture and eventually light climate (Wünsche and Lakso, 2000; Willaume *et al.*, 2004), especially in relation to flowering (Sansavini and Corelli, 1992; Palmer and Warrington, 2000), should integrate tree cultivar-related architectural reactions to pruning and training procedures.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the American University of Beirut, and especially Dr Mohamed Farran for orchard monitoring and availability, and the students Dahlia Mansour, Gebran Nassif, Marica Abi Nader and Majed Feghali for tree digitizing.

## LITERATURE CITED

- Adam B. 1999. *POL95—software to drive a Polhemus Fastrak 3 SPACE 3D digitizer. Version 1-0*. UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.
- Adam B, Donès N, Sinoquet H. 2002. *VegeSTAR—software to compute light interception and canopy photosynthesis from images of 3D digitised plants. Version 3-0*. UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.
- Barden JA, Marini RP. 1998. Growth and cropping of young apple trees as affected by heading and support of the central leader. *Hortscience* 33: 39.
- Barritt B. 1992. *Intensive orchard management*. Yakima, WA: Good Fruit Grower.
- Bernhard R. 1961. Mise à fleur et alternance chez les arbres fruitiers. *Congrès pomologique INRA*. Paris, Octobre 1960: 91–116.
- Costes E, Lauri PÉ, Lespinasse JM. 1995. Modélisation de la croissance et de la ramification chez quelques cultivars de pommier. *Editions INRA, Les Colloques* 74: 27–39.
- Costes E, Sinoquet H, Kelner JJ, Godin C. 2003. Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* 91: 91–104.
- Costes E, Lauri PÉ, Regnard JL. 2006. Analysing fruit tree architecture. Implication for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews* 32: 1–61.
- De Wit I, Cook NC, Keulemans J. 2004. Characterization of tree architecture in two-year-old apple seedling populations of different progenies with a common columnar gene parent. *Acta Horticulturae* 663: 363–368.
- Elfving D. 1990. Growth and productivity of 'Empire' apple trees following a single heading-back pruning treatment. *Hortscience* 25: 908–910.
- Elfving D, Forshey CG. 1976. Growth and fruiting response of vigorous apple branches to pruning and branch orientation treatments. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 101: 290–293.
- Ferree DC, Palmer JW. 1982. Effect of spur defoliation and ringing during bloom on fruiting, fruit mineral level, and net photosynthesis of 'Golden Delicious' apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 107: 1182–1186.
- Fisher JB, Hibbs DE. 1982. Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Aubreville's model. *Canadian Journal of Botany* 69: 690–702.
- Forshey CG, Elfving DC, Stebbins RL. 1992. *Training and pruning of apple and pear trees*. Alexandria, VA: American Society for Horticultural Science.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. New York: Springer-Verlag.
- Heinicke DR. 1975. *High-density apple orchards—planting, training and pruning*. US Department of Agriculture Handbook 458.
- Hoying SA, Robinson TL. 2000. The apple orchard planting system puzzle. *Acta Horticulturae* 513: 257–260.
- Johnson RS, Lakso AN. 1986. A carbon balance model of a growing apple shoot. II—Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 111: 164–169.
- Lauri PÉ. 2002. From tree architecture to tree training—an overview of recent concepts developed in apple in France. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science* 43: 782–788.
- Lauri PÉ, Kelner JJ. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus × domestica*). *Canadian Journal of Botany* 79: 1270–1273.

- Lauri PÉ, Laurens F. 2005.** Architectural types in apple (*Malus* × *domestica* Borkh.). In: Ramdane D, ed., *Crops: growth, quality and biotechnology*. Helsinki: World Food Limited, 1300–1314.
- Lauri PÉ, Lespinasse JM. 1993.** The relationship between cultivar fruiting type and fruiting branch characteristics in apple trees. *Acta Horticulturae* **349**: 259–263.
- Lauri PÉ, Térouanne É. 1995.** Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus domestica* Borkh.) au cours d'une saison de végétation. *Canadian Journal of Botany* **73**: 1471–1489.
- Lauri PÉ, Térouanne É. 1998.** The influence of shoot growth on the pattern of axillary development on the long shoots of young apple trees (*Malus domestica* Borkh.). *International Journal of Plant Sciences* **159**: 283–296.
- Lauri PÉ, Térouanne É. 1999.** Effects of inflorescence removal on the fruit set of the remaining inflorescences and development of the laterals on one year old apple (*Malus domestica* Borkh.) branches. *Journal of Horticulture Science and Biotechnology* **74**: 110–117.
- Lauri PÉ, Trottier C. 2004.** Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica*) crown. *New Phytologist* **163**: 533–546.
- Lauri PÉ, Térouanne É, Lespinasse JM, Regnard JL, Kelner JJ. 1995.** Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years—an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**: 265–281.
- Lauri PÉ, Térouanne É, Lespinasse JM. 1996.** Quantitative analysis of relationships between inflorescence size, bearing-axis, size and fruit-set—an apple tree case study. *Annals of Botany* **77**: 277–286.
- Lauri PÉ, Térouanne É, Lespinasse JM. 1997a.** Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing—an approach to the strategies of various cultivars. *Journal of Horticultural Science* **72**: 519–530.
- Lauri PÉ, Térouanne É, Lespinasse JM. 1997b.** Vegetative growth and reproductive strategies in apple fruiting branches—an investigation into various cultivars. *Acta Horticulturae* **451**: 717–724.
- Lauri PÉ, Willaume M, Larrive G, Lespinasse JM. 2004.** The concept of centrifugal training in apple aimed at optimizing relationship between growth and fruiting. *Acta Horticulturae* **636**: 35–42.
- Lespinasse JM. 1977.** *La conduite du pommier. I—Types de fructification—incidence sur la conduite de l'arbre*. Paris: INVUFLEC.
- Lespinasse JM. 1980.** *La conduite du pommier. II—L'axe vertical, la rénovation des vergers (2ème partie)*. Paris: Ctifl.
- Lespinasse Y. 1992.** Breeding apple tree: aims and methods. In: Rousselle-Bourgeois F, Rousselle P, eds. *Proceedings of the joint conference of the E.A.P.R. breeding and varietal assessment section and the E.U.C.A.R.P.I.A potato section*. January 1992, Landerneau, France. Ploudaniel, France: INRA, 103–110.
- Lespinasse JM, Delort F. 1986.** Apple tree management in vertical axis: appraisal after ten years of experiments. *Acta Horticulturae* **160**: 120–155.
- Lespinasse JM, Delort F. 1993.** Regulation of fruiting in apple—role of the bourse and crowned brindles. *Acta Horticulturae* **349**: 239–246.
- Looney NE, Lane WD. 1984.** Spur type growth mutants of McIntosh apple: a review of their genetics, physiology and field performance. *Acta Horticulturae* **146**: 31–46.
- Palmer JW, Warrington IJ. 2000.** Underlying principles for successful apple planting systems. *Acta Horticulturae* **513**: 357–363.
- Phattaralerphong J, Sinoquet H. 2005.** A method for 3D reconstruction of tree crown volume from photographs: assessment with 3D-digitized plants. *Tree Physiology* **25**: 1229–1242.
- Proctor JTA, Palmer JW. 1991.** The role of spur and bourse leaves of three apple cultivars on fruit set and growth and calcium content. *Journal of Horticultural Science* **66**: 275–282.
- Reche A, Martin I, Drettakis G. 2004.** Volumetric reconstruction and interactive rendering of trees from photographs. *ACM Transactions on Graphics (SIGGRAPH Conference Proceedings)* **23**: 1–10.
- Rom CR, Barritt B. 1990.** Spur development of 'Delicious' apple as influenced by position, wood age, strain and pruning. *Hortscience* **25**: 1578–1581.
- Rom CR, Ferree DC. 1984.** Spur leaf characteristics of nine apple cultivars. *Fruit Varieties Journal* **38**: 2–5.
- Sansavini S, Corelli L. 1992.** Canopy efficiency of apple as affected by microclimate factors and tree structure. *Acta Horticulturae* **322**: 69–77.
- Sinoquet H, Rivet P. 1997.** Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitizing device. *Trees* **11**: 265–270.
- Sonohat G, Sinoquet H, Kulandaivelu V, Combes D, Lescourret F. 2006.** Three-dimensional reconstruction of partially 3D-digitized peach tree canopies. *Tree Physiology* **26**: 337–351.
- Tustin DS, Hirst PM, Warrington IJ. 1988.** Influence of orientation and position of fruiting laterals on canopy light penetration, yield and fruit quality of 'Granny Smith' apple. *Journal of the American Society for Horticulture Science* **113**: 693–699.
- Willaume M, Lauri PÉ, Sinoquet H. 2004.** Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees* **18**: 705–713.
- Wünsche JN, Lakso AN. 2000.** The relationship between leaf area and light interception by spur and extension shoot leaves and apple orchard productivity. *HortScience* **35**: 1202–1206.

# Simple equations to estimate light interception by isolated trees from canopy structure features: assessment with three-dimensional digitized apple trees

H. Sinoquet<sup>1</sup>, J. Stephan<sup>1</sup>, G. Sonohat<sup>2</sup>, P. É. Lauri<sup>3</sup> and Ph. Monney<sup>4</sup>

<sup>1</sup>UMR547 PIAF, INRA, UNIV BLAISE PASCAL, 234 Avenue du Brézet, F-63100 Clermont Ferrand, France; <sup>2</sup>ENITAC, Site de Marmilhat, BP35, F-63370 Lempdes, France; <sup>3</sup>UMR DAP, INRA-SupAgro-IRD-CIRAD, Equipe 'Architecture et Fonctionnement des Espèces fruitières', 2 place Viala, F-34060 Montpellier Cedex 1, France; <sup>4</sup>Agroscope Changins-Wädenswil ACW, Centre des Fougères, CH-1964 Conthey, Switzerland

## Summary

Author for correspondence:

H. Sinoquet

Tel: +33 4 73 62 43 61

Fax: +33 4 73 62 44 54

Email: sinoquet@clermont.inra.fr

Received: 26 January 2007

Accepted: 27 February 2007

- Simple models of light interception are useful to identify the key structural parameters involved in light capture. We developed such models for isolated trees and tested them with virtual experiments. Light interception was decomposed into the projection of the crown envelope and the crown porosity. The latter was related to tree structure parameters.
- Virtual experiments were conducted with three-dimensional (3-D) digitized apple trees grown in Lebanon and Switzerland, with different cultivars and training. The digitized trees allowed actual values of canopy structure (total leaf area, crown volume, foliage inclination angle, variance of leaf area density) and light interception properties (projected leaf area, silhouette to total area ratio, porosity, dispersion parameters) to be computed, and relationships between structure and interception variables to be derived.
- The projected envelope area was related to crown volume with a power function of exponent 2/3. Crown porosity was a negative exponential function of mean optical density, that is, the ratio between total leaf area and the projected envelope area. The leaf dispersion parameter was a negative linear function of the relative variance of leaf area density in the crown volume.
- The resulting models were expressed as two single equations. After calibration, model outputs were very close to values computed from the 3-D digitized databases.

**Key words:** canopy envelope, clumping, isolated tree, light interception, *Malus domestica* (apple), modelling, porosity, three-dimensional (3-D) digitizing.

*New Phytologist* (2007) doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02088.x

© The Authors (2007). Journal compilation © *New Phytologist* (2007)

## Introduction

Simulation models of light interception depend on the way canopy structure is described (Ross, 1981). Simple models are useful to identify the key structural parameters involved in light capture. Target users are plant scientists, who need to compare species, cultivars or training systems for their ability to capture light. Simple models allow them to determine the structural parameters to be measured in the field and to obtain a synthetic view of their effects on light capture.

In the case of horizontally homogeneous canopies, simple description of canopy structure based on leaf area index (LAI, m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>) combined with Beer-Lambert's law of light attenuation (e.g. see Ross, 1981) has been proposed, e.g. (Gosse *et al.*, 1986):

$$\epsilon_i = \epsilon_{\max} (1 - \exp(-K \times \text{LAI})) \quad \text{Eqn 1}$$

( $\epsilon_i$ , light interception efficiency of the canopy;  $\epsilon_{\max}$ , maximum  $\epsilon_i$ , namely when  $\text{LAI} \rightarrow \infty$ ;  $K$ , extinction coefficient, which depends of the leaf inclination angle distribution).



In the case of isolated trees, making simple models is more difficult. This is because the spatial distribution of leaf area is not uniform: first, the tree foliage occupies a limited canopy volume, the shape of which may be complex; and second, the leaf area density (LAD,  $\text{m}^2 \text{m}^{-3}$ ) within the canopy space is not uniformly distributed (Whitehead *et al.*, 1990; Sinoquet & Rivet, 1997). Two types of light model have been proposed to take into account the complexity of tree canopy structure. The first, for trees, is based on the turbid medium analogy, that is Beer's law, as in horizontally homogeneous canopies. Canopy structure is described as a tree shape filled with leaf area. Authors have proposed simple tree shapes (ellipsoids, frustrums: Thorpe *et al.*, 1978; Norman & Welles, 1983; Boudon, 2004) and more sophisticated shapes (convex envelopes: Cluzeau *et al.*, 1995; Boudon, 2004; complex parametric shapes: Cescatti, 1997). In contrast to simple shapes, convex envelopes and Cescatti's (1997) model offer more flexibility to fit actual canopy shapes, but also require more input parameters. In turbid medium models applied to isolated trees, another way to describe tree shape is to approximate the canopy volume by a set of three-dimensional (3-D) cells called voxels (Kimes & Kirchner, 1982; Myneni, 1991; Sinoquet *et al.*, 2001; Gastellu-Etchegorry *et al.*, 2004). The voxel approach additionally allows one to take into account the spatial variations of LAD within the tree crown, namely by assigning different values of LAD in each voxel. However, this method is very demanding in terms of input parameters, and methods of obtaining LAD values at the voxel scale are scarce and tedious (e.g. 2-D or 3-D leaf clipping method: Cohen & Fuchs, 1987; 3-D vegetation digitizing: Sinoquet & Rivet, 1997). Another way to take into account the nonuniform distribution of leaf area in the canopy envelope is to use a multiscale approach based on botanical principles. For example, Oker-Blom & Kellomäki (1983) proposed to a two-scale approach for conifers where needles were assumed to be randomly distributed in the shoot envelopes, while the latter were randomly distributed in the crown envelope. This method allowed foliage clumping to be dealt with at several scales (Norman & Jarvis, 1975). For all these light models based on the turbid medium analogy, beams are traced in the tree canopy and beam extinction is computed according to the Beer-Lambert's law relating light transmission to the optical density of the canopy.

The second type of light model for trees is based on the use of explicit mock-ups of trees, where the information about canopy structure is dramatically detailed (Room *et al.*, 1996), namely a database in which the shape, size, location and orientation of each plant organ is included. Such databases can be generated from measurements in the field, for example, by using 3-D digitizing devices at the leaf scale (Lang, 1973; Sinoquet *et al.*, 1998). This kind of measurement is very tedious and cannot be used for large numbers of trees or large trees, although methods combining partial 3-D digitizing and reconstruction of the nondigitized elements have been pro-

posed (Sonohat *et al.*, 2006). In the case of 3-D tree mock-ups, another way to obtain the canopy structure is to simulate tree architecture from botanical rules (Prusinkiewicz & Lindenmayer, 1990) to simulate of the interactions between tree structure and function (Allen *et al.*, 2005). Light models based on 3-D tree mock-ups may use projection methods for computing light interception without scattering (Meyer *et al.*, 1984). Scattering can be computed using Monte-Carlo ray tracing (Ross & Marshak, 1988; Govaerts & Verstraete, 1998) or radiosity methods (Chelle & Andrieu, 1998).

From our knowledge, the only simple light model for trees has been proposed by Jackson & Palmer (1979) for orchards. In a first step, the model assumes the canopy as a solid, that is, a nontransmitting and nonreflecting shape, as in a previous model proposed by Jackson & Palmer (1972). In a second step, the fraction of intercepted radiation by the solid shape is weighted by a term similar to a shape porosity factor and which is expressed with a Beer's law formalism.

The objective of this study is to propose two simple equations for light interception by an isolated tree crown, involving the minimum number of canopy structure parameters. The modelling approach is based on Jackson & Palmer (1979), as interception is decomposed into two terms: (i) the projection of the canopy envelope, and (ii) the foliage porosity in the projection envelope. The canopy envelope is treated with a voxel approach, while the parameterization of the crown porosity term involves the mean leaf angle inclination and explicitly takes into account foliage clumping within the canopy. The two models were tested with virtual experiments involving a large database of 3-D digitized apple trees, which allowed both canopy structure parameters and light interception properties to be computed.

## Materials and Methods

### Model description

The model is aimed at simulating light interception by isolated trees, in terms of projected leaf area (PLA,  $\text{m}^2$ ) and silhouette to total area ratio (STAR, Carter & Smith, 1985). PLA characterizes the tree's ability to capture light in terms of intercepting leaf area, while STAR corresponds to average leaf irradiance related to incident radiation. Both variables are related as follows:

$$\text{STAR}_{\Omega} = \text{PLA}_{\Omega} / \text{TLA} \quad \text{Eqn 2}$$

(TLA ( $\text{m}^2$ ), total leaf area of the plant;  $\text{PLA}_{\Omega}$  and  $\text{STAR}_{\Omega}$  values depend on light direction  $\Omega$ ). Here we deal with sky-integrated values – notably PLA and STAR, which globally characterize the interception properties of the trees (Delagrange *et al.*, 2006), for example:

$$\text{STAR} = \int_{\Omega} \omega_{\Omega} \text{STAR}_{\Omega} \quad \text{Eqn 3}$$

( $\omega_{\Omega}$ , weight associated to direction  $\Omega$ , namely the fraction of incident radiation coming from direction  $\Omega$ ). Here weights  $\omega_{\Omega}$  are computed according to the Standard OverCast sky radiance distribution, which is a satisfactory way to approximate radiation balance at a daily scale (Sinoquet *et al.*, 2004). From this point, all terms in the equations are defined as  $\Omega$ -integrated values.

In the model, the tree is regarded as a porous envelope. PLA and STAR are therefore formally expressed from the product between the projected area of the crown envelope (PEA, m<sup>2</sup>) assumed to be opaque, and the interception probability within PEA in relation to crown porosity  $P_0$ .

$$\begin{aligned} \text{PLA} &= \text{PEA}(1 - P_0) \quad \text{and} \\ \text{STAR} &= \text{PEA}(1 - P_0)/\text{TLA} \end{aligned} \quad \text{Eqn 4}$$

$P_0$  is expressed as:

$$P_0 = P_{0(\text{HOM})}^{\mu} \quad \text{Eqn 5}$$

( $P_{0(\text{HOM})}$ , porosity of the corresponding homogeneous tree canopy, that is, with the same volume and total leaf area as the actual tree, but with uniform distribution of leaf area density within the crown envelope;  $\mu$ , a leaf dispersion parameter (Nilson, 1971), accounting for the effect of nonrandom and nonuniform distribution of LAD in the crown volume). Indeed, departure from random dispersion ( $\mu = 1$ ) generally occurs in actual tree canopies, which generally show leaf clumping ( $\mu < 1$ ). This leads to higher crown porosity than that of random and uniform canopies (Chen *et al.*, 1993; Cohen *et al.*, 1995; Casella & Sinoquet, in press)

Combining Eqns 4 and 5 leads to, for example, for STAR:

$$\text{STAR} = \text{PEA}(1 - P_{0(\text{HOM})}^{\mu})/\text{TLA} \quad \text{Eqn 6}$$

Eqn 6 is the basis for a simple light interception model. The next step is to relate the  $\Omega$ -integrated terms PEA,  $P_{0(\text{HOM})}$  and  $\mu$  to canopy structure variables, by using relationships established from virtual experiments on 3-D digitized trees.

PEA is defined as a function of canopy volume ( $V$ , m<sup>3</sup>). The rationale behind this assumption is: (i) Cauchy's theorem (1832; see also Lang, 1991), stating that the  $\Omega$ -averaged projection of any convex envelope is equal to one-quarter of the envelope area, and (ii) allometry between envelope area and volume.

The porosity term  $P_{0(\text{HOM})}$  is defined as a function of the mean optical density (MOD) in the tree volume. MOD can be expressed as the product of LAD and the average length  $\bar{L}$  of beams crossing the tree crown.  $\bar{L}$  can be simply written:

$$\bar{L} = V/\text{PEA} \quad \text{Eqn 7}$$

Thus,

$$\text{MOD} = \text{LAD} \times \bar{L} = (\text{TLA}/V)(V/\text{PEA}) = \text{TLA}/\text{PEA} \quad \text{Eqn 8}$$

MOD is therefore similar to the LAI of an isolated tree, defined as the ratio between TLA and the  $\Omega$ -averaged crown envelope projection, PEA.

Finally parameter  $\mu$  is defined in two ways. In model 1,  $\mu$  is a simple parameter which is not related to further canopy structure attributes. In model 2,  $\mu$  is related to the relative variance of LAD ( $\xi$ ) in the tree crown (discussed later). This assumption is based on previous results showing that departure from random behaviour in tree canopies is mainly the result of the spatial variations in leaf area density within the tree crown (Sinoquet *et al.*, 2005).

The final form of the model equations is given in the Results section, that is, once relationships between light interception terms and canopy structure parameters have been demonstrated and set up.

## Plant material

**Apple trees in Lebanon** Trees of apple (*Malus domestica* Borkh.) cultivars belonging to contrasted ideotypes (Lespinasse, 1992) were planted in 1999 in the Bekaa valley in the American University of Beirut research field (Haouch Sneid; 33°95'N; 36°02'E, 900 m asl): Scarletsur Delicious (Type II), Golden Delicious (Type III) and Granny Smith (Type IV). The experiment was a randomized block design and consisted of three two-tree plots for each cultivar, one plot per row. Trees were grafted on M7 rootstock. The orchard layout was 4 × 3.5 m with a south-north row orientation. Agricultural practices included irrigation with mini-sprinklers, standard fertilization and spraying.

After plantation, trees were trained to obtain a central leader (Heinicke, 1975). Training consisted of heading the leader in order to obtain a stronger trunk and heading back one-third of the 1-yr-old lateral shoots. For each cultivar, six healthy trees (two trees per row) were selected for measurement of canopy structure. This made a set of 18 trees. In each pair, one tree was trained as previously described to a central leader while the centrifugal training system (Willaume *et al.*, 2004) was applied to the other one from 2004. Centrifugal training consisted of removing in 2004 all the flowering shoots along the trunk and on the underside of the branches in order to make a light well.

**Apple trees in Switzerland** Golden Delicious apple trees were planted in 1991 in Agroscope RAC, Centre des Fougères, Switzerland (46°14'N; 7°18'E, 500 m asl), in a randomized block design. Trees were grafted on M9 rootstock. Three training systems were used: vertical axis, including a central axis bearing fruiting branches; drilling made of three scaffolds; and ycare made of two scaffolds. Canopy heights were, respectively, 3.0, 2.5 and 2.0 m. Row orientation was north-south. Inter-row distance was 4 m, with interplant distance on the row equal to 1.25 and 1 m, for vertical axis and drilling, and ycare systems, respectively. For each system, three trees

were selected in two blocks for measurement of canopy structure. This made a set of 18 trees.

### Three-dimensional plant digitizing and mock-up reconstruction

The 3-D canopy structure of both the Lebanon and Switzerland trees was measured in summer 2004 and 2005 with a 3-D digitizing technique (Sinoquet & Rivet, 1997). The device – called a 3-D digitizer 3Space Fastrak (Polhemus, Colchester, VT, USA) – consists of a magnetic source making magnetic fields at the plant location, and a pointer containing magnetic coils. When the pointer is submitted to the magnetic fields emitted by the source, that is, in a given volume around the source, currents are induced in the pointer coils. The values of induced current depend on the pointer location and orientation with regard to the magnetic source, making it possible to record the spatial co-ordinates and the orientation angles at the pointer location (Polhemus, 1993). In this study, the spatial coordinates of the proximal and distal tips of all leafy shoots of the current year were measured with this device associated with software Pol95 (Adam, 1999). This allowed shoot length and orientation to be computed.

Additional 3-D digitizing measurements at leaf scale were made for a set of 30 shoots per shoot type, in order to set rules for foliage reconstruction in shoots according to Sonohat *et al.*'s (2006) method. These measurements were used to derive allometric relationships, namely the relationships to infer the number of shoot leaves and the shoot leaf area from shoot length. Three-dimensional data at leaf scale also allowed the distributions of leaf angles, namely Euler angles, to be set, by placing the pointer sole parallel to leaf lamina and midrib (Sinoquet *et al.*, 1998). Additional assumptions were used for leaf reconstruction in shoots: constant petiole length, constant internode length and equal area for all leaves in a shoot. The outcome of the foliage reconstruction method was a database of 72 tree mock-ups, where all geometrical parameters at leaf scale were included, namely leaf length and width, leaf location, leaf orientation angles, that is, midrib azimuth, midrib inclination and lamina rolling angle around the midrib. The reconstruction method was fully presented in Sonohat *et al.* (2006), who also assessed the reconstruction quality in terms of light interception properties at several scales. Figure 1(a) shows examples of canopy foliage reconstruction for two contrasted trees.

Three-dimensional tree mock-ups were first used to define the tree canopy envelope. For this purpose, a bounding box was computed around the tree according to the minimum and maximum values of leaf co-ordinates along axes *X*, *Y* and *Z*. The bounding box was then divided into cubic volume elements called voxels. Canopy volume and shape were finally approximated as the cumulated volume of vegetated voxels, that is, voxels including at least one leaf. The voxel method allowed us to define any crown shape, that is, not only simple geometrical shapes like ellipsoids or cones. Computations

were made with two voxel sizes: 0.1 and 0.2 m. Examples of canopy envelope reconstruction are shown in Fig. 1(b).

Secondly, 3-D mock-ups were used to generate tree canopies with uniform distribution of leaf area density within the canopy volume. This means that these homogeneous trees had the same total leaf area and the same canopy shape and volume as those given by the voxel method, but leaf area density was about the same in each voxel. Such homogeneous canopies were created by assigning leaves to voxels in a systematic way, that is, leaf 1 to voxel 1, and so on, until the last voxel was filled with one leaf, at which point a second leaf was assigned to voxel 1, and so on, until all leaves were assigned to all voxels. Note, however, that this way of making homogeneous canopies was only approximate, because of variability in leaf size and because the number of leaves was not necessarily a multiple number of the number of voxels. Figure 1(c) shows examples of such homogeneous canopies.

### Light interception by the 3-D plant mock-ups

Actual light interception properties of the trees were computed from the 3-D plant mock-ups, and used as virtual measurements. PLA and STAR values at the tree scale were computed using VegeSTAR software (Adam *et al.*, 2002). The principle of VegeSTAR consists of computing the projected leaf area by processing 3-D tree mock-up images (Sinoquet *et al.*, 1998). Indeed, leaf area seen on a plant image taken in a given direction – for example, the direction of the sun – is the leaf area lit in this direction. By using false colours in plant images, it was therefore possible to compute directional PLA by simply counting coloured pixels in the image. Here all leaves were coloured green.

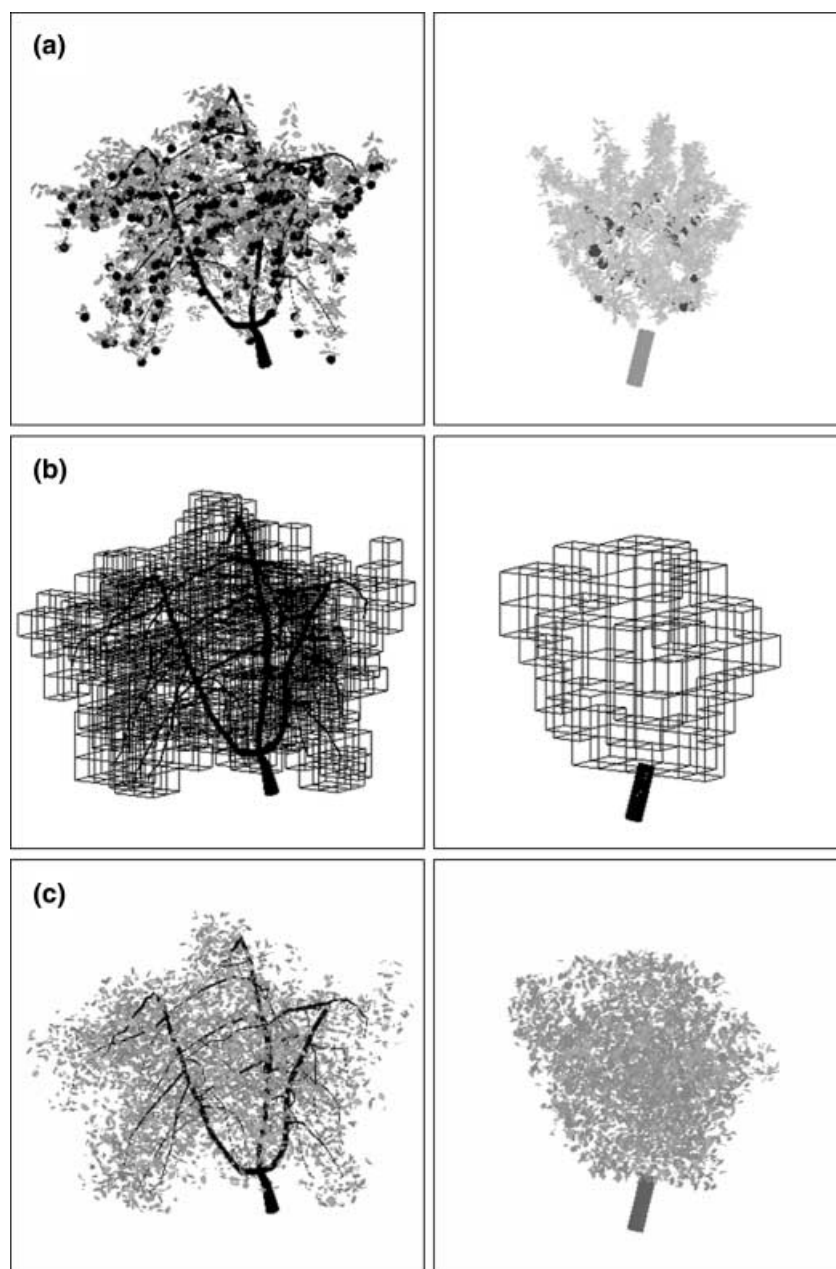
For directional integration over the sky hemisphere, the sky was discretized in 46 solid angle sectors of equal area, according to the Turtle sky proposed by Den Dulk, (1989). Directional PLA and STAR values were computed for the central direction of each solid angle sector. Directional values were summed up over the sky hemisphere by using weighting coefficients derived from the Standard OverCast distribution of sky radiance (Moon & Spencer, 1942).

In this study,  $\Omega$ -integrated values of PLA and STAR were computed for the actual trees, their crown envelopes and the corresponding homogeneous canopies. Finally, porosity terms were computed from PLA values of both actual and homogeneous trees and that of the crown envelope, that is:

$$P_0 = 1 - \text{PLA}/\text{PEA} \text{ and } P_{0<\text{HOM}>} = 1 - \text{PLA}_{<\text{HOM}>}/\text{PEA} \quad \text{Eqn 9}$$

### Canopy structure parameters

Canopy structure parameters were computed from the information available in the 3-D digitized plant databases. TLA was computed as the sum of individual leaf areas. *V* was



**Fig. 1** Apple (*Malus domestica*) tree mock-ups. (a) Actual tree with leaves and fruits (black circular symbols); (b) crown envelope; (c) homogeneous tree canopy with leaves only. Left panels, Swiss Golden tree trained in drilling system in 2004; right panels, Lebanese Scarletspr tree trained in central leader system in 2005. Image size is 4 m and 2.5 m, for Golden and Scarletspr, respectively. Voxel size is 0.2 m.

computed as the sum of vegetated voxel volumes. The relative variance of LAD ( $\xi$ ) – which has previously been proposed as contributing to foliage clumping – was computed from values of LAD in voxels:

$$\xi = (1/N_v) \sum_{v=1}^{N_v} (\text{LAD}_v - \overline{\text{LAD}})^2 / \overline{\text{LAD}}^2 \quad \text{Eqn 10}$$

( $N_v$ , number of vegetated voxels;  $\text{LAD}_v$ , LAD in voxel  $v$ ;  $\overline{\text{LAD}}$ , mean LAD in the tree crown ( $\overline{\text{LAD}} = \text{TLA}/V$ )).

Mean leaf inclination angle  $\alpha$  was computed from Euler angles of individual leaves, as digitized at leaf scale in 2004.

The  $\alpha$  angles were  $31^\circ$  and  $39^\circ$  for Lebanese and Swiss trees, respectively.

Parameter  $\mu$  was computed from the inversion of Eqn 5, namely

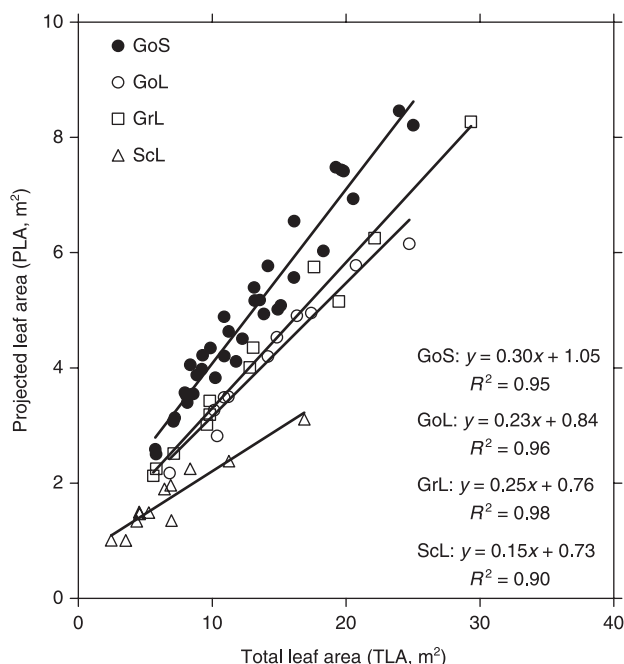
$$\mu = \ln(P_0) / \ln(P_{0<\text{HOM}})} \quad \text{Eqn 11}$$

where  $P_0$  and  $P_{0<\text{HOM}}}$  were computed from Eqn 9.

### Model calibration and validation

Calibration consisted of finding the model parameter values which allowed the smallest discrepancy between STAR values





**Fig. 2** Projected leaf area (PLA) as a function of total tree leaf area. Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletspur Lebanese trees.

measured from the 3-D tree mock-ups and those simulated with the simple model. The deviation between the measurements and model outputs was assessed by the root mean square error of prediction (RMSE), which is the root mean square difference between measured and modelled values.

The model was calibrated separately for Swiss and Lebanese trees. For each group of trees, a subset of trees was selected for calibration purposes. For Swiss trees, we chose trees digitized in 2004 in block A, that is, a set of nine trees. For Lebanese trees, we selected all trees digitized in 2004 in order to account for cultivar variations, that is, a set of 18 trees.

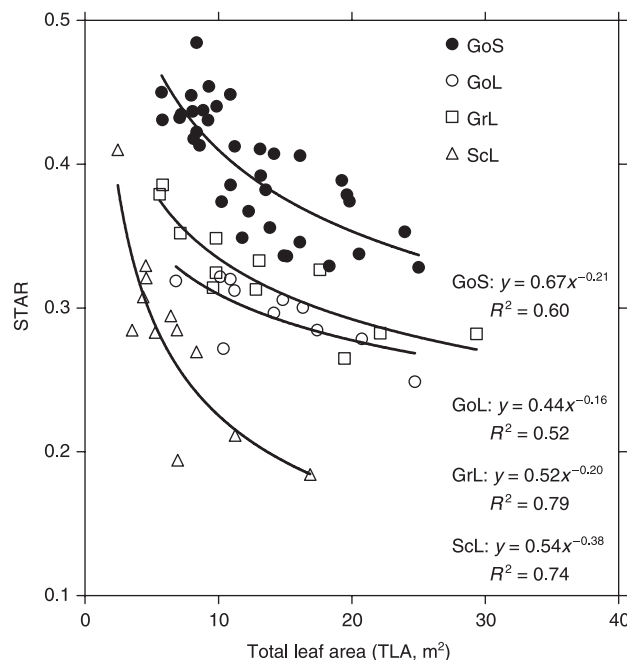
Free calibration was first made by allowing all model parameters to change. Then constrained calibration consisted of setting some parameters to constant values, in order to test the generality of the model parameterization.

## Results

### PLA and STAR variations

Close relationships with  $r^2$  coefficients ranging between 0.90 and 0.98 were found between PLA and TLA for each cultivar in each country (Fig. 2). The relationships were not the same for all cultivars and countries. Swiss Golden trees were the most efficient in PLA at a given TLA, while Lebanese Golden and Scarletspur trees were the least efficient.

Consequently, Swiss Golden trees showed the highest values of STAR (0.33–0.48), while Lebanese Scarletspur trees

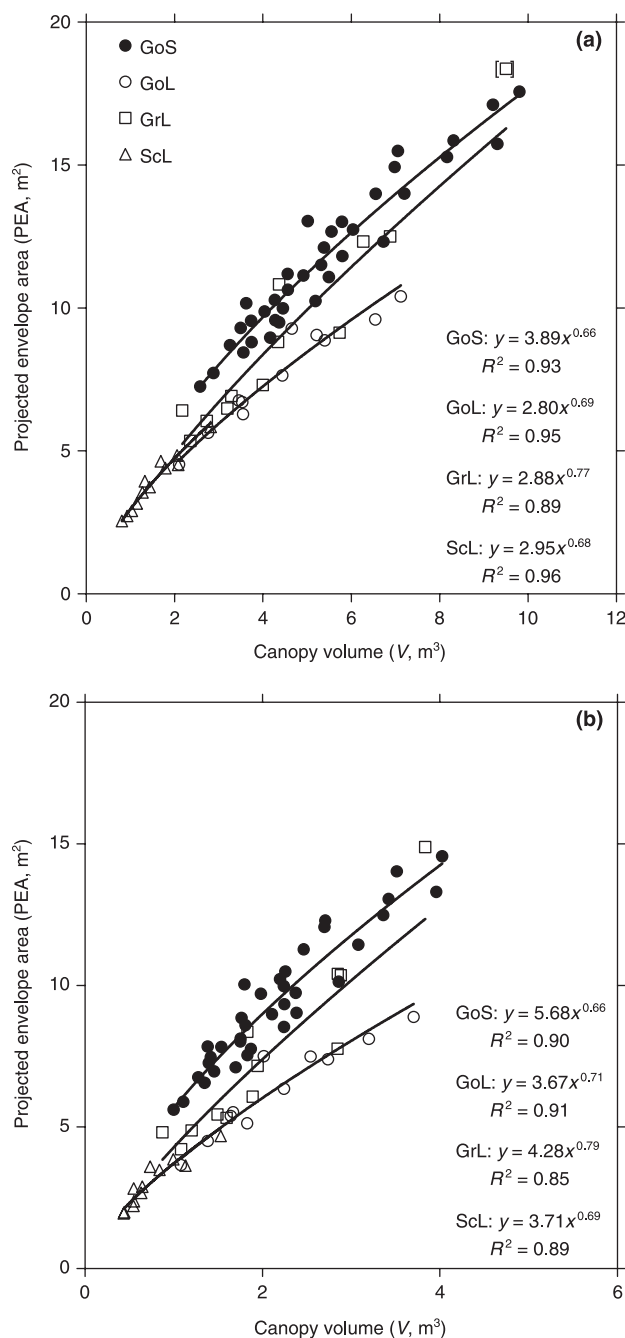


**Fig. 3** Silhouette to total area ratio (STAR) as a function of total tree leaf area. Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletspur Lebanese trees.

had the lowest values (0.18–0.41), although they bore less leaf area (Fig. 3). Lebanese Golden and Granny trees showed a smaller range of STAR values (0.25–0.32 and 0.26–0.39, respectively). The relationship between STAR and TLA was not as close as that between PLA and TLA, with  $r^2$  coefficients between 0.52 and 0.74. This confirms that TLA is not the only determinant of light capture in isolated trees, as has already been suggested by Delagrange *et al.* (2006).

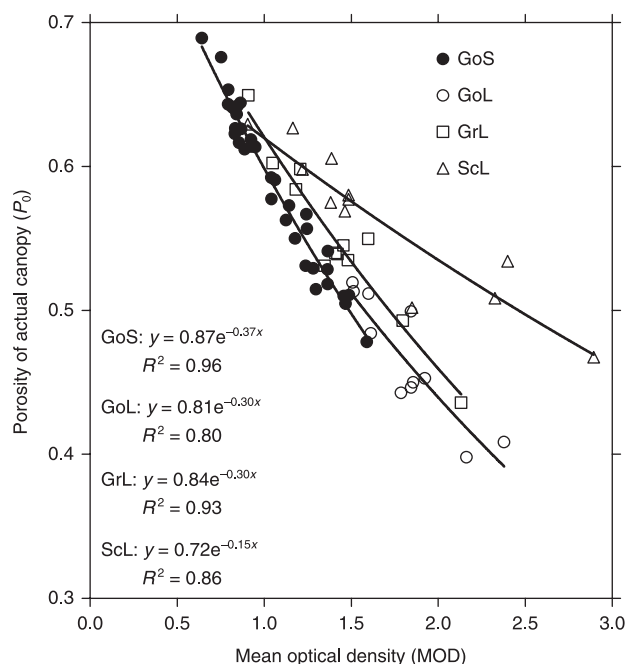
### Model parameterization

For both voxel sizes, PEA was closely related to  $V$  for all cultivars in both countries (Fig. 4). A power function was chosen because of the expected allometry between PEA and  $V$ . Coefficients  $r^2$  ranged between 0.85 and 0.96. At a given canopy volume, Swiss Golden trees and Lebanese Granny trees were the most efficient in displaying the crown envelope area. However, for all cultivars, the exponent in the power function was close to  $2/3$ , that is, the value corresponding to allometry between area and volume of geometrical objects. The only exception was Lebanese Granny with a voxel size of 0.2 m, where the exponent was 0.77. However, discarding one very high point (in brackets in Fig. 4a) made the exponent value for Granny 0.70, that is, also closer to  $2/3$ . Because of the fractal nature of tree canopies (Zeide & Pfeifer, 1991), using the smaller voxel size led to smaller  $V$  and PEA (Fig. 4b). Consequently, the parameters of the relationship were different. Moreover, the relationships were slightly closer for the larger voxel size.



**Fig. 4** Projected area of the crown envelope as a function of tree crown volume. (a) Voxel size = 0.2 m; (b) voxel size = 0.1 m. Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletsapur Lebanese trees.

Porosity of the tree canopy ( $P_0$ ) was related to MOD with a negative exponential function similar to Beer-Lambert's law (Ross, 1981) (Fig. 5 for a voxel size of 0.2 m). Coefficients  $r^2$  ranged between 0.80 and 0.96. Golden and Granny trees showed similar extinction coefficients (0.30–0.37), while the value for Scarletsapur trees was much lower (0.15). Consequently, the latter trees showed greater crown porosity, although optical

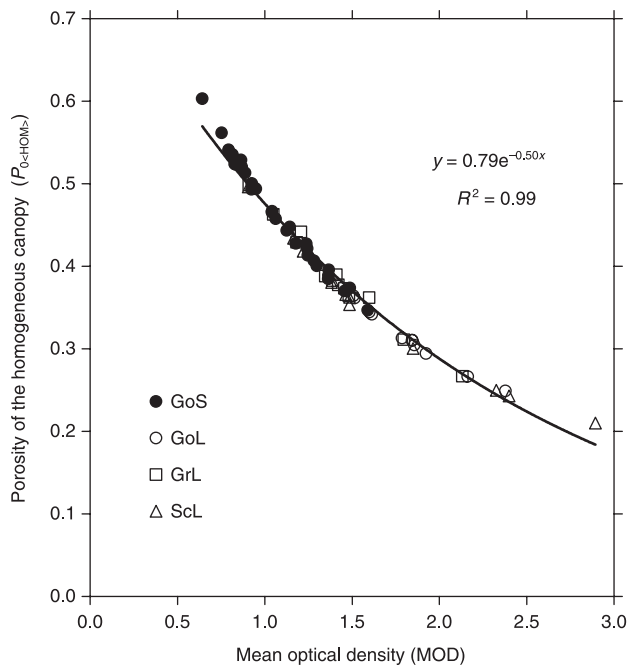


**Fig. 5** Porosity of the tree canopy as a function of mean tree optical density (voxel size = 0.2 m). Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletsapur Lebanese trees.

density was slightly higher. The results with a voxel size of 0.1 m showed the same trends (data not shown).

Porosity of the homogenous tree canopy ( $P_{0<HOM>}$ ) was also related to MOD with a negative exponential function (Fig. 6 for voxel size of 0.2 m). However, a single relationship fitted the data points for all cultivars in the two countries with a high  $r^2$  coefficient (0.99). The extinction coefficient (0.50) was greater than that involved in the relationship between actual porosity  $P_0$  and MOD (Fig. 5). This is because foliage clumping in actual trees makes  $P_0$  higher than that of the homogeneous canopy. The same trends were found with voxel size of 0.1 m, with an extinction coefficient of 0.45 and  $r^2$  value of 0.98 (data not shown).

The leaf dispersion parameter ( $\mu$ ) ranged between 0.45 and 0.75, and between 0.57 and 0.86, for voxel sizes of 0.2 and 0.1 m, respectively (Fig. 7). Such values ( $\mu < 1$ ) are related to foliage clumping within tree crowns. The highest leaf clumping was found in Lebanese Scarletsapur trees, while foliage of Swiss Golden trees showed the slightest clumping. For both voxel sizes,  $\mu$  was closely related to the relative variance of LAD ( $\xi$ ), with a single linear relationship for all trees (Fig. 7). The  $r^2$  coefficient was greater than 0.8, a high value confirming the importance of spatial variations of LAD in leaf dispersion behaviour (Sinoquet *et al.*, 2005). Scarletsapur trees obviously also showed the greatest values of  $\xi$ . Voxel size affected the range of values of  $\xi$  and the parameters of the relationship. Smaller voxel size consistently led to higher variance of LAD. The intercept of the regression line was also closer to 1 for



**Fig. 6** Porosity of the homogeneous tree canopy as a function of mean tree optical density (voxel size = 0.2 m). Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletspr Lebanese trees.

voxels of 0.1 m, showing that smaller voxels allowed more spatial variations of LAD to be taken into account.

### Final model equations

The results shown in Figs 4–7 were used to set up the general model (Eqn 6). However, the relationships shown in the figures were not directly used. Instead, some parameters were fixed at values ensuring model consistency and parsimony.

PEA was modelled as follows:

$$PEA = aV^{2/3} \quad \text{Eqn 12}$$

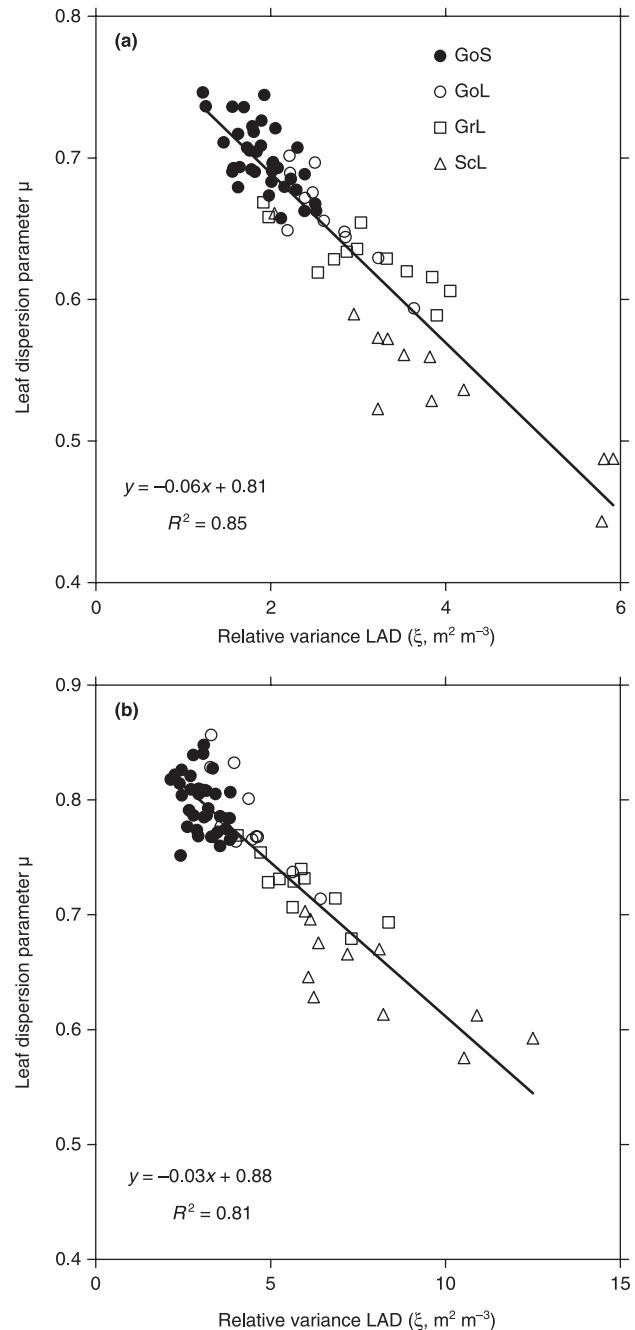
where  $a$  is a parameter. The exponent value was fixed at  $2/3$ , according to the expected allometry between envelope area and volume (Fig. 4).

As MOD is equal to  $TLA/PEA$  (Eqn 8), porosity  $P_0$  of the actual tree crown was expressed as:

$$P_0 = \exp(-K(\alpha)\mu TLA/(aV^{2/3})) \quad \text{Eqn 13}$$

( $K(\alpha)$ , extinction coefficient as a result of mean leaf inclination angle  $\alpha$  in the tree crown).  $K(\alpha)$  accounts for the extinction of hemispherical radiation in a random canopy. It was computed according to the formula proposed by Sinoquet *et al.* (2000):

$$K(\alpha) = 0.988 \cos(\alpha/2)^{2.4} \quad \text{Eqn 14}$$



**Fig. 7** Leaf dispersion parameter  $\mu$  as a function of the relative variance of leaf area density (LAD),  $\xi$ . (a) Voxel size = 0.2 m; (b) voxel size = 0.1 m. Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletspr Lebanese trees.

Equation 13 is similar to the classical gap fraction equation proposed by Nilson (1971). The proportion parameter was set to 1, so that porosity equals 1 when optical density is 0. In a first model (model 1),  $\mu$  was regarded as a bulk dispersion parameter and was not related to any canopy structure parameter. In a second model (model 2), leaf dispersion  $\mu$  was modelled as:

**Table 1** Model parameters and root mean square error of prediction (RMSE) after calibration (voxel size = 0.2 m)

	Model 1			Model 2			
	<i>a</i>	$\mu$	RMSE	<i>a</i>	$\mu_0$	<i>b</i>	RMSE
Free calibration							
Lebanese trees	1.928	0.615	0.021	2.109	0.721	0.078	0.018
Swiss trees	2.062	0.896	0.015	2.636	0.890	0.090	0.014
Constrained calibration							
Lebanese trees	2.000	0.596	0.021	2.400	0.682	0.085	0.019
Swiss trees	2.000	0.922	0.015	2.400	0.930	0.085	0.014

Values in *italics* were fixed and were not submitted to calibration. RMSE values are those of silhouette to total area ratio (STAR) computed on all apple (*Malus domestica*) trees.

$$\mu = \mu_0(1 - b\xi) \quad \text{Eqn 15}$$

where  $\mu_0$  and  $b$  were parameters. The constant in Eqn 15 was set to 1, so that  $\mu = \mu_0$  when  $\xi = 0$ , that is, in the case of homogeneous canopies. The rationale behind Eqn 15 is the distinction between foliage clumping as a result of spatial variations in LAD, and nonrandomness of foliage distribution at the local – voxel – scale. The latter was taken into account by parameter  $\mu_0$ .

The final equations of models 1 and 2 were obtained by replacing variables PEA,  $P_0$ , and  $\mu$  in Eqn 6 with their expression given in Eqns 12–15, that is:

$$\text{Model 1: } \text{STAR} = aV^{2/3}(1 - \exp(-K(\alpha)\mu\text{TLA}/(aV^{2/3}))) / \text{TLA} \quad \text{Eqn 16}$$

$$\text{Model 2: } \text{STAR} = aV^{2/3}(1 - \exp(-K(\alpha)\mu_0(1 - b\xi)\text{TLA}/(aV^{2/3}))) / \text{TLA} \quad \text{Eqn 17}$$

Finally model 1 involved two canopy structure variables ( $V$  and  $\text{TLA}$ ) and two parameters ( $a$  and  $\mu$ ). Model 2 used a third variable ( $\xi$ ) and three parameters ( $a$ ,  $\mu_0$  and  $b$ ).

### Model calibration and validation

Results of model calibration and validation are only shown for a voxel size of 0.2 m, because both voxel sizes led to similar results, with slightly better model prediction in the case of the 0.2 m voxel size.

Model calibration allowed the values of the model parameters to be defined. For model 1, free calibration led to similar values of parameter  $a$  around 2 for both Lebanese and Swiss trees (Table 1). By contrast, parameter  $\mu$  showed some differences, with a low value about 0.6 showing high foliage clumping in the case of Lebanese trees. By contrast, the foliage of Swiss trees was only slightly clumped, with a  $\mu$ -value of around 0.9. For model 2, parameter  $a$  for Lebanese trees was still close to 2, but was larger (2.64) for Swiss trees. Parameter  $\mu_0$  still showed variations between Swiss and Lebanese trees, indicating that

leaf dispersion at the local scale was more clumped for Lebanese trees. Finally, parameter  $b$  was not very different between Lebanese and Swiss trees.

With these sets of parameters, the deviations (RMSE) between outputs of model 1 and STAR measured from the tree images were 0.021 and 0.015 for Lebanese and Swiss trees, respectively (Table 1). When using model 2, the RMSE of STAR values decreased slightly to 0.018 and 0.014, respectively.

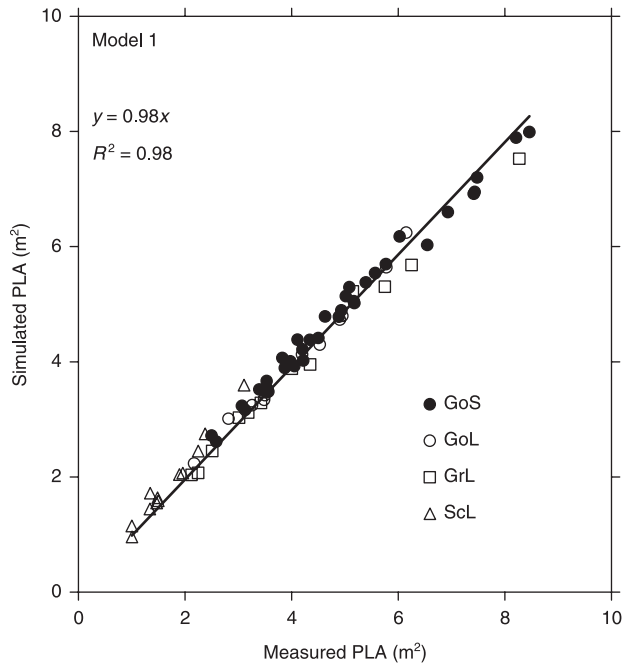
Model calibration with fixed parameters  $a$  and  $b$  also led to similar results (Table 1), with very low effect on RMSE. This shows that the important parameters in models 1 and 2 were  $\mu$  and  $\mu_0$ .

Finally model validation with parameters computed from the constrained calibration showed that the model satisfactorily simulated PLA and STAR values for this large range of apple trees. Since regression slopes were very close to the line 1 : 1, both simulated variables were unbiased. Moreover,  $r^2$  coefficients were high. For PLA, the two models led to similar performance, with  $r^2$  coefficients about 0.98 (Figs 8, 9). For STAR values, model 2 showed slightly higher  $r^2$  values (0.91 vs 0.94) (Figs 10, 11). The difference between the two models was mainly due to Lebanese Scarletspur trees, which showed higher variations in  $\xi$ .

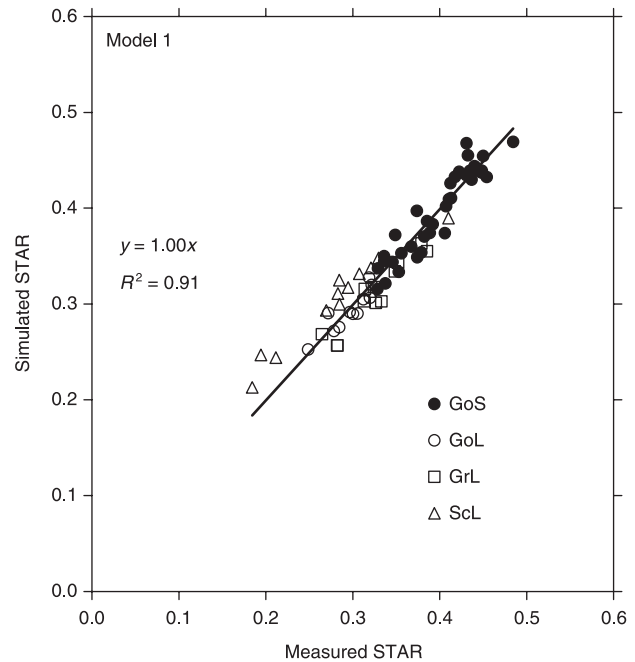
### Discussion

Simple models of light interception allow one to identify the main structural determinants involved in light capture. Indeed, it is quite impossible to identify the role of structural parameters if one uses a sophisticated model, for example, a ray tracing model. This is because canopy structure is described using a huge number of parameters (e.g. the location, orientation and size of each leaf), so that the user cannot have a synthetic view of the relationships between canopy structure and light interception properties. Sophisticated models can, however, be used to derive simple models.

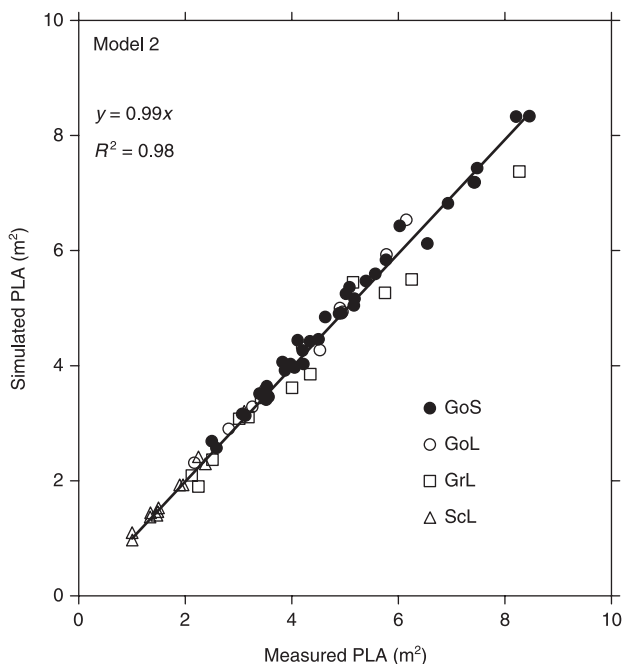
The simple model proposed in this paper is based on the general idea developed by Jackson & Palmer (1979), where light interception by the tree canopy is decomposed into two



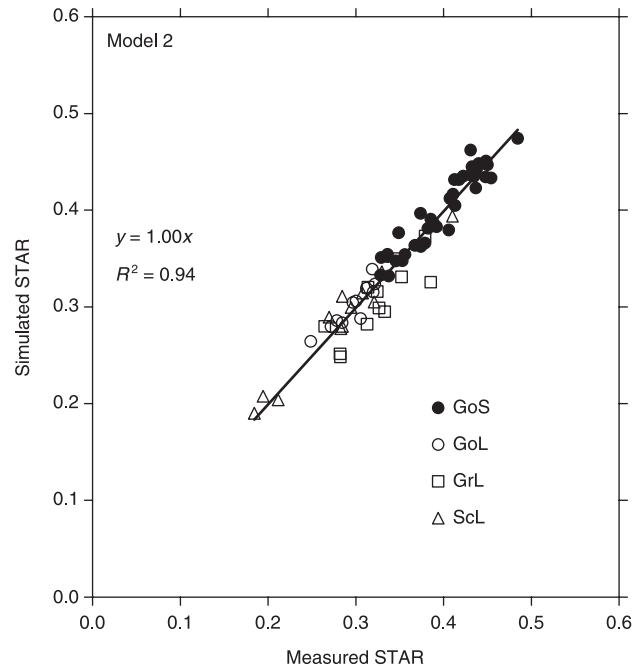
**Fig. 8** Measured vs simulated projected leaf area (PLA) with simple model 1. Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletsprur Lebanese trees.



**Fig. 10** Measured vs simulated silhouette to total area ratio (STAR) with simple model 1. Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletsprur Lebanese trees.



**Fig. 9** Measured vs simulated projected leaf area (PLA) with simple model 2 (i.e. including the relative variance of leaf area density (LAD),  $\xi$ ). Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletsprur Lebanese trees.



**Fig. 11** Measured vs simulated silhouette to total area ratio (STAR) with simple model 2 (i.e. including the relative variance of leaf area density (LAD),  $\xi$ ). Apple (*Malus domestica*): GoS, Golden Swiss trees; GoL, Golden Lebanese trees; GrL, Granny Lebanese trees; ScL, Scarletsprur Lebanese trees.

components: (i) light interception by the canopy envelope assumed to be opaque; and (ii) porosity of the crown envelope. In comparison with Jackson & Palmer's (1979) model, the equations presented in this study have several modifications and improvements.

First, our simple equations deal with hemispherical (i.e.  $\Omega$ -integrated) radiation, while the basic equations were demonstrated for directional fluxes (Ross, 1981). The assumption that relationships well established for directional fluxes are still valid for hemispherical radiation is a hypothesis which has previously been used in several light models. This is especially the case in models based on the Kubelka–Munk equations (Kubelka & Munk, 1931; Bonhomme & Varlet-Grancher, 1977). In this study,  $\Omega$ -integrated variables were successfully used for light interception properties (PLA and STAR) and its components (crown porosity, leaf dispersion parameters).

Secondly, the light interception components were expressed as a function of structural properties of the canopy. In Jackson & Palmer's (1979) model, PEA was geometrically computed by abstracting the tree as a simple geometrical shape. This holds for training systems where tree shape is strongly constrained, but does not hold in the case of free systems such as centrifugal training (Lauri, 2002). In this study, canopy shape was abstracted as an array of voxels of fixed size. Using a single size for all voxels and all trees allowed us to cope with the fractal nature of plants, namely using the same scale (i.e. voxel size) to estimate the volume of fractal objects was necessary to compare crown volumes. PEA was modelled as a function of canopy volume and the computation did not need any assumption about tree shape. The rationale behind the relationship between PEA and  $V$  was: (i) Cauchy's theorem (Cauchy, 1832), which formally relates the  $\Omega$ -integrated PEA to the area of the canopy envelope surface, and (ii) allometry between canopy envelope area and volume. Cauchy's theorem theoretically holds only for convex envelopes. Although crown envelopes are not all convex, Fig. 4 shows that the relationship between PEA and canopy volume was valid, although it was different between cultivars. The relationships were, however, closer in the case of a voxel size of 0.2 m, because larger voxel size decreased with crown concavities. Finally, the proportion coefficient between PEA and canopy volume exponent 2/3 was about constant for all studied apple tree populations (Fig. 4), although tree shapes may be markedly different (Fig. 1).

In this study, crown porosity was related in a single equation to the main structural parameters involved in the light interception process: TLA, angle  $\alpha$  (see Eqn 14) and foliage dispersion. Moreover, the porosity equation led to a definition of LAI for isolated trees (Eqn 8):

$$\text{LAI} = \text{TLA}/\text{PEA} = \text{TLA}/(aV^{2/3}) \quad \text{Eqn 18}$$

With this definition of LAI, the STAR expression given in Eqns 16 and 17 is the same as that of a horizontally homogeneous canopy. In our opinion, this property confirms

that the proposed definition of LAI for isolated trees is valid, and gives an answer to the question of how much ground area is occupied by an isolated tree.

Only a few light models have dealt with leaf dispersion (Kuusk & Nilson, 2000). Here leaf dispersion was explicitly taken into account in the simple model 2 (Eqn 17). According to a previous study (Sinoquet *et al.*, 2005), leaf dispersion was decomposed into two sources: (i) local leaf dispersion ( $\mu_0$ ), which expressed departure from the random dispersion at the voxel scale; and (ii) spatial variations of LAD ( $\xi$ ). To our knowledge, the present study is the first one which experimentally shows a close relationship between  $\Omega$ -integrated leaf dispersion and  $\xi$  (Fig. 7). Note, however, that this relationship is consistent with previous proposals. On the one hand, Nilson (1971) demonstrated that leaf dispersion in the direction  $\Omega$  is related to the variance of number of contacts between phytoclements and a needle inserted in the canopy in direction  $\Omega$ . On the other hand, Warren-Wilson (1960) showed the relationship between the number of contacts and projected LAI in the direction  $\Omega$ . Combination of the two results leads to a consistent relationship between variance of LAI and directional leaf dispersion. In our work, we further showed that such a relationship also held for  $\Omega$ -averaged values. Finally, note that the relationship between  $\mu$  and  $\xi$  held for a large set of contrasted apple tree shapes (Fig. 7).

As already demonstrated by Sinoquet *et al.* (2005), the leaf dispersion parameter depended on the chosen voxel size. Indeed, the smaller the voxel size, the greater the spatial variations in LAD taken into account by the voxel grid. As a result, local leaf dispersion with a voxel size of 0.2 m was the combination between local leaf dispersion in voxels of 0.1 m and the LAD variance of the 0.1 m voxels within the 0.2 m voxels. Consequently, as LAD variance resulted in foliage clumping, values of  $\mu_0$  for the smaller voxels were systematically higher than values for larger voxels (Fig. 7).

Thirdly, the simple model was tested with a large database of 3-D apple tree mock-ups, namely 36 trees sampled during 2 yr, in two locations, three cultivars and five training systems. The reference values of light interception by the tree mock-ups were computed with a projection method, which did not involve any assumption. The only uncertainty source was the geometrical structure of the 3-D mock-ups, owing to the reconstruction rules. However, Sonohat *et al.* (2006) provided a careful assessment of the reconstruction method, and showed that the method is especially accurate for light computations at tree scale.

Methods to get the input parameters requested by the simple model are in existence. Canopy volume can be derived from measurements of transmitted light to an array of light sensors located on the ground surface (Giuliani *et al.*, 2000), or from a set of photographs taken around the isolated tree (Shlyakhter *et al.*, 2001; Phattaralerphong & Sinoquet, 2005). Total leaf area can be estimated from inversion methods of gap fraction applied to isolated plants, for example, LAI-2000



plant analyser (Villalobos *et al.*, 1995), or photo method (Phattaralerphong *et al.*, 2006). By contrast, there is no published method to estimate the LAD variance. However, the next step in our photo method implemented in Tree Analyser software (available at <http://www2.clermont.inra.fr/piaf/eng/download/download.php>) should be the computation of the 3-D distribution of leaf area density in a grid of voxels. Preliminary unpublished results show that the method works if the canopy is not too dense and if voxels are large enough. Note also that the effect of LAD variance on STAR computation was almost important for Lebanese Scarletspur trees, that is, trees showing the highest LAD variance.

From a methodological point of view, this study showed the usefulness of virtual plants to carry out virtual experiments (Room *et al.*, 1996; Godin & Sinoquet, 2005). Here, virtual plants allowed the computation of both structural and light interception properties for isolated trees – while the trees were not isolated in the orchards. Virtual plants also allowed us to create homogeneous tree canopies that are useful to study leaf dispersion experimentally (Fig. 7), although these canopies do not exist in the real world.

## Acknowledgements

We are grateful to the American University of Beyrouth, especially Prof. Salma Talhouk and M. Nicolas Haddad, for allowing field work in Lebanon, and to students who helped with digitizing the Lebanese trees. We also thank Anne-Marie Potel for her contribution to digitizing the Swiss trees, and Fruit-Union Suisse (FUS, Zug) for financial support of the Swiss part of the study.

## References

- Adam B. 1999. *POL95 – Software to Drive a Polhemus Fastrak 3 SPACE 3D Digitiser, Version 1.0*. Clermont-Ferrand, France: UMR PIAF INRA-UBP.
- Adam B, Donès N, Sinoquet H. 2002. *Vegstar – software to compute light interception and canopy photosynthesis from images of 3D digitised plants, Version 3.0*. Clermont-Ferrand, France: UMR PIAF INRA-UBP.
- Allen MT, Prusinkiewicz P, DeJong TM. 2005. Using 1-systems for modeling source sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist* 166: 869–880.
- Bonhomme R, Varlet-Grancher C. 1977. Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant. I. Etablissement des lois et vérifications expérimentales. *Annales Agronomiques* 28: 567–582.
- Boudon F. 2004. Représentation géométrique multi-échelles de l'architecture des plantes. *PhD thesis*. Montpellier, France: Université Montpellier II.
- Carter GA, Smith WK. 1985. Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers. *Plant Physiology* 79: 1038–1043.
- Casella E, Sinoquet H. (in press). Botanical determinants of foliage clumping and light interception in two-year old short rotation coppice poplar canopies: assessment from 3D plant mock-ups. *Annals of Forest Science*.
- Cauchy A. 1832. Mémoire sur la rectification des courbes et la quadrature des surfaces courbes. In: *Œuvres complètes d'A. Cauchy*. Serie I, Tome II. Paris, France: Gauthier-Villars, 167–177.
- Cescatti A. 1997. Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. 1. Model structure and algorithms. *Ecological Modelling* 101: 263–274.
- Chelle M, Andrieu B. 1998. The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling* 111: 75–91.
- Chen SG, Impens I, Ceulemans R, Kockelbergh F. 1993. Measurement of gap fraction of fractal generated canopies using digitalized image analysis. *Agricultural and Forest Meteorology* 65: 245–259.
- Cluzeau C, Dupouey JL, Courbaud B. 1995. Polyhedral representation of crown shape. A geometric tool for growth modelling. *Annales Des Sciences Forestières* 52: 297–306.
- Cohen S, Fuchs M. 1987. The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a shamouti orange hedgerow canopy. I. Leaf area and radiation. *Agricultural and Forest Meteorology* 40: 13–144.
- Cohen S, Mosoni P, Meron M. 1995. Canopy clumpiness and radiation penetration in a young hedgerow apple orchard. *Agricultural and Forest Meteorology* 76: 185–200.
- Delagrèze S, Montpied P, Dreyer E, Messier C, Sinoquet H. 2006. Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade tolerant and intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist* 172: 293–304.
- Den Dulk JA. 1989. The interpretation of remote sensing, a feasibility study. *PhD thesis*. Wageningen, the Netherlands: Wageningen University.
- Gastellu-Etchegorry JP, Martin E, Gascon F. 2004. Dart: a 3D model for simulating satellite images and studying surface radiation budget. *International Journal of Remote Sensing* 25: 73–96.
- Giuliani R, Magnanini E, Fragassa C, Nerozzi F. 2000. Ground monitoring the light-shadow windows of a tree canopy to yield canopy light interception and morphological traits. *Plant, Cell & Environment* 23: 783–796.
- Godin C, Sinoquet H. 2005. Functional-structural plant modelling. *New Phytologist* 166: 705–708.
- Gosse G, Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Chartier M, Allirand JM, Lemaire G. 1986. Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* 6: 47–56.
- Govaerts Y, Verstraete MM. 1998. Raytran: a Monte Carlo ray tracing model to compute light scattering in three-dimensional heterogeneous media. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 36: 493–505.
- Heinicke DR. 1975. *High-density apple orchards – planting, training and pruning*. US Department of Agriculture Handbook 458. Washington, DC, USA: US Department of Agriculture.
- Jackson JE, Palmer JW. 1972. Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. *Journal of Applied Ecology* 9: 341–357.
- Jackson JE, Palmer JW. 1979. A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of Botany* 44: 381–383.
- Kimes DS, Kirchner JA. 1982. Radiative transfer model for heterogeneous 3D scenes. *Applied Optics* 21: 4119–4129.
- Kubelka P, Munk F. 1931. Ein Beitrag zur Optik der Farbenstriche. *Zeitung für Technische Physik* 12: 593–601.
- Kuusk A, Nilson T. 2000. A directional multispectral forest reflectance model. *Remote Sensing of Environment* 72: 244–252.
- Lang ARG. 1973. Leaf orientation of a cotton plant. *Agricultural Meteorology* 11: 37–51.
- Lang ARG. 1991. Application of some Cauchy's theorems to estimation of surface areas of leaves, needles and branches of plants, and light transmittance. *Agricultural and Forest Meteorology* 58: 79–92.
- Lauri PÉ. 2002. From tree architecture to tree training – an overview of recent concepts developed in apple in France. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science* 43: 782–788.
- Lespinasse Y. 1992. Breeding apple tree: aims and methods. In: Rousselle-Bourgeois F, Rousselle P, eds. *Proceedings of the Joint Conference of the E.A.P.R. Breeding and Varietal Assessment Section and the E.U.C.A.R.P.I.A Potato Section*. Ploudaniel, France: INRA, 103–110.

- Meyer GE, Davison D, Lamb JA, Splinter WJ. 1984. *Crop simulation studies using 3-D graphics: canopy architecture and light interception*. Paper ASAE NO 84-4013. St Joseph, MI, USA: University of Tennessee, American Society of Agricultural Sciences.
- Moon P, Spencer DE. 1942. Illumination from a non-uniform sky. *Transactions of the Illumination Engineering Society* 37: 707–726.
- Myneni RB. 1991. Modeling radiative transfer and photosynthesis in three-dimensional vegetation canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 55: 323–344.
- Nilson T. 1971. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural Meteorology* 8: 25–38.
- Norman JM, Jarvis PG. 1975. Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (bong.) carr.). V. Radiation penetration theory and a test case. *Journal of Applied Ecology* 12: 839–878.
- Norman JM, Welles JM. 1983. Radiative transfer in an array of canopies. *Agronomy Journal* 75: 481–488.
- Oker-Blom P, Kellomäki S. 1983. Effect of grouping of foliage on the within stand and within-crown light regime: comparison of random and grouping canopy models. *Agricultural and Forest Meteorology* 28: 143–155.
- Phattaralerphong J, Sathornkich J, Sinoquet H. 2006. A photographic gap fraction method for estimating leaf area of isolated trees: assessment with 3D digitized plants. *Tree Physiology* 26: 1123–1136.
- Phattaralerphong J, Sinoquet H. 2005. A method for 3D reconstruction of tree crown Volume from photographs: assessment with 3D-digitized plants. *Tree Physiology* 25: 1229–1242.
- Polhemus Inc., 1993. *3SPACE FASTRAK User's Manual, Revision F*. Colchester, VT, USA: Polhemus Inc.
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. 1990. *The algorithmic beauty of plants*. New York, NY, USA: Springer-Verlag.
- Room PM, Hanan JS, Prusinkiewicz P. 1996. Virtual plants: new perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends in Plant Science* 1: 33–38.
- Ross J. 1981. *The radiation regime and architecture of plant stands*. The Hague, the Netherlands: Junk.
- Ross JK, Marshak AL. 1988. Calculation of canopy bidirectional reflectance using the Monte Carlo method. *Remote Sensing of Environment* 24: 213–225.
- Shlyakhter I, Rozenoer M, Dorsey J, Teller S. 2001. Reconstructing 3D tree model from instrumented photograph. *IEEE Computer Graphics and Application* 21: 53–61.
- Sinoquet H, Le Roux X, Adam B, Améglio T, Daudet FA. 2001. RATP, a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell & Environment* 24: 395–406.
- Sinoquet H, Phattaralerphong J, Kasemsap P, Thanisawanyangkura S. 2004. Light and carbon acquisition partitioning between flushes of two-year-old mango trees. *Proceedings of the 4th Workshop on Functional-Structural Plant Models (FSPM04)*, Montpellier, 7–11 June 2004. Montpellier, France: CIRAD, 146–149.
- Sinoquet H, Rakocevic M, Varlet-Grancher C. 2000. Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* 101: 251–263.
- Sinoquet H, Rivet P. 1997. Measurement and visualisation of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. *Trees: Structure and Function* 11: 265–270.
- Sinoquet H, Sonohat G, Phattaralerphong J, Godin C. 2005. Foliage randomness and light interception in 3D digitised trees: an analysis from multiscale discretisation of the canopy. *Plant, Cell & Environment* 28: 1158–1170.
- Sinoquet H, Thanisawanyangkura S, Mabrouk H, Kasemsap P. 1998. Characterisation of light interception in canopies using 3D digitising and image processing. *Annals of Botany* 82: 203–212.
- Sonohat G, Sinoquet H, Kulandaivelu V, Combes D, Lescourret F. 2006. Three-dimensional reconstruction of partially 3D digitised peach tree canopies. *Tree Physiology* 26: 337–351.
- Thorpe MR, Saugier B, Auger S, Berger A, Méthy M. 1978. Photosynthesis and transpiration of an isolated tree: model and validation. *Plant, Cell & Environment* 1: 269–277.
- Villalobos FJ, Orgaz F, Mateos L. 1995. Non-destructive measurement of leaf area in olive (*Olea europaea* L.) trees using a gap inversion method. *Agricultural and Forest Meteorology* 73: 29–42.
- Warren-Wilson J. 1960. Inclined point quadrats. *New Phytologist* 59: 1–8.
- Whitehead D, Grace JC, Godfrey MJS. 1990. Architectural distribution of foliage of individual *Pinus radiata* D. Don crowns and the effects of clumping on radiation interception. *Tree Physiology* 7: 135–155.
- Willaume M, Lauri PÉ, Sinoquet H. 2004. Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees: Structure and Function* 18: 705–713.
- Zeide B, Pfeifer P. 1991. A method for estimation of fractal dimension of tree crowns. *Forest Science* 37: 1253–1265.



**Title:** Light interception and partitioning between shoots in apple cultivars influenced by training over 2 years.

**Authors:** Stephan J.<sup>1</sup>, Sinoquet H.<sup>1</sup>, Donès N.<sup>1</sup>, Haddad N.<sup>2</sup>, Talhouk S.<sup>2</sup>, Lauri P.É.<sup>3</sup>

**Running head:** Light interception and partitioning in 3D apple trees

### Summary

The effect of two training systems and their associated pruning strategies (Central Leader with branch heading vs. Centrifugal Training with minimal pruning, i.e. removal of fruiting laterals only) on canopy structure and light interception was analyzed on three architecturally contrasted – from Type II to IV – apple (*Malus domestica*) cultivars: ‘Scarletspur Delicious’, ‘Golden Delicious’, ‘Granny Smith’. Trees were 3D-digitized at shoot scale at harvest in two consecutive years. Shoot foliage was reconstructed from allometric relationships. Shoots were discriminated according to their length (< and > 4cm) and type (fruiting ‘vs.’ vegetative). Leaf area density (LAD) and its relative variance ( $\xi$ ), total leaf area (TLA) and crown volume (V) varied consistently according to the cultivar. ‘Scarletspur Delicious’ had the higher LAD and  $\xi$  values and the lower TLA and V compared to the other two cultivars with more open canopies. At the whole-tree scale, training had no effect on structure and light interception parameters (Silhouette to total area ratio, STAR; Projected leaf area, PLA). At shoot scale, Centrifugal Training increased STAR values compared to Central Leader. The analysis of vegetative and fruiting shoots showed that although the former had higher STAR values in the two training systems, both shoot types had similar leaf area and PLA in Centrifugal Trained trees whereas vegetative shoots showed higher leaf area and PLA in Central Leader trees. This unbalanced distribution of leaf area and light interception between the two shoot types was reinforced by the fact that a main characteristic of Central Leader trees was the high proportion of long vegetative shoots developed from latent buds in the previous year. These shoots developed in the interior and shaded zone of the canopy and although they had similar leaf area compared to long vegetative shoots developed in terminal position of existing shoots, they presented lower STAR and PLA values. These vegetative shoots therefore did not contribute strongly to the carbon budget of the tree. These canopy structure and light interception parameters would therefore show that the training system may have a deep impact on the development and positioning of shoots in space which is likely to significantly affect flowering and fruiting.

**Key-words:** *Malus domestica* Borkh., apple, centrifugal training, central leader, tree ideotype, LAD, light interception, light partitioning, shoot type, spatial pattern, reiteration.

## Introduction

In fruit trees, fruit yield and quality depend on the light microclimate. At the orchard or tree scale, fruit yield of healthy and well-watered trees is related to total light interception (Jackson 1978, Palmer 1989, Robinson and Lakso 1991, Wagenmakers 1991). This is the result of assimilate production by photosynthesis and assimilate partitioning to the fruit sinks. At the intra-tree scale, fruit quality may show large changes due to architectural position, e.g. fruits in apple fruit on 1-year-old wood are smaller than fruits on older wood (Volz et al. 1994; Lauri and Trottier 2004), and to uneven distribution of light within the tree crown. Usually shade causes reduction in fruit weight and fruit quality attributes like colour, soluble sugar or secondary metabolite concentration (Lakso 1980, Doud and Ferre 1980, Robinson et al. 1983, Awad et al. 2001). The shade effect may be mediated by shoot photosynthesis, fruit temperature (Abbott 1984) or changes in spectral composition of the light (Awad et al. 2001). Local irradiance may also affect flower bud initiation and development (Jackson 1980, Palmer 1989) and leaf attributes involved in photosynthesis capacity, namely the specific leaf area (Palmer et al. 1992).

Fruit growers can improve the orchard light microclimate by manipulating the canopy structure. At the orchard scale, light interception depends on planting pattern, “e.g”, tree spacing (Palmer et al. 1992), rectangular vs. square plantation (Wagenmakers 1991a), single vs. multi-row system (Wagenmakers 1991b) and row orientation (Jackson and Palmer 1972, Palmer 1989). At the tree scale and for a given genotype, light interception is affected by pruning and training procedures (Johnson and Lakso 1986, Rom and Barritt, 1990, Ferree et al. 1992; Wünsche et al. 1996). Many studies on irradiance and light interception aim at comparing training systems at tree scale (“e.g.”, Palmette-Leader vs. Central Leader, Elfving et al. 1990; V-trellis, Solen Y-trellis, Geneva Y-trellis vs. Slender Spindle, Hampson et al. 2002) or at orchard scale (Tustin et al. 1998). However light environment is scarcely investigated at shoot scale. According to Elfving and Forshey (1976) and Wünsche et al. (2000) a major drawback in most training systems is that pruning keeps fruiting shoots inside the tree canopy while vegetative shoots are located in the outer part. This would be contradictory to the main objective of tree training which is not only to maximize light

interception at tree scale but also to optimize light penetration to the fruiting shoots especially early in the season (Lakso & Corelli Grappadelli, 1992).

Recently, in apple, centrifugal system was proposed with the aim to improve light interception by fruiting shoots while decreasing architectural reactions to pruning. It is based on the removal of young spurs (artificial extinction) along the trunk, and at the bottom and on the underneath of branches (Lauri *et al.*, 1997). The light well and the porous mantle were shown to significantly increase total light interception and allocation to the fruiting shoots (Willaume *et al.*, 2004) and resulted in larger fruits (Lauri *et al.* 2007).

Several methods have been proposed to study light interception in orchard trees. On one hand, empirical studies based on light measurements within and below the canopies have been proposed (Ferree *et al.* 1990, Robinson *et al.* 1991). On the other hand modelling approaches relating canopy geometry to light interception have been developed. Most of them are based on the turbid medium analogy (see Ross 1981), where trees are abstracted as simple geometrical shapes filled with a uniform density of leaf area (Charles-Edwards and Thorpe 1976, Palmer 1977, Green *et al.* 2003, Oyarzun *et al.* 2007). These models were used to compute total light interception at the orchard scale, and light distribution within tree crowns. For the latter, isolines of light transmission were computed in order to define the fraction of leaf area or canopy volume where available light is above or below a given threshold (Jackson and Palmer 1981).

Another way to compute light microclimate from canopy structure is to use 3D plant mock-ups where plant geometry is explicitly described (Sinoquet *et al.* 1998). This means that the tree structure is defined by the geometrical attributes of all leaves making the tree foliage, namely size, spatial position and orientation angles. Plant mock-ups can be created from field measurements on real plants with a 3D digitiser (Sinoquet and Rivet 1997) or from morphogenesis rules (Prusinkiewicz and Lindenmayer 1990). Although field data acquisition is tedious, this 3D approach is very powerful since it allows one to compute light interception at any scale.

In a previous paper (Stephan *et al.* 2007) the influence of canopy manipulation on architecture was analyzed. In this paper we used 3D apple tree mock-ups to study the relationships between canopy structure and light interception at several scales: whole tree, shoot type, individual shoots. The main purpose was to compare the responses of three apple cultivars owning to contrasted architectural types, and assess the effects of changing the training

system from a classical central leader to centrifugal training. For this purpose, apple trees were 3D-digitised in the field over two years.

## **Material and methods**

### *Plant material and training systems*

The experiment was located in the Bekaa valley, at 900m a.s.l. in the American University of Beirut research field (Haouch Sneid; 33°95N; 36°02E) in Lebanon. Trees of three cultivars were planted in 1999 in a randomized block design. The cultivars belonged to contrasted ideotypes according to Lespinasse's (1992) typology: 'Scarletspur Delicious' (Type II), 'Golden Delicious' (Type III) and 'Granny Smith' (Type IV), hereafter referred to as 'Scarletspur', 'Golden' and 'Granny' respectively. For each cultivar, each block was composed of two trees, each one with a specific training system (see below). Trees were grafted on M7 rootstock. The orchard layout was 4 x 3.5m, with North-South row orientation. Agricultural practices included irrigation with mini-sprinklers, standard fertilization and spraying.

Since their plantation, trees of all cultivars were trained to obtain a Central Leader (Heinicke 1975). Heading of the leader was done from the first year in order to obtain a stronger trunk made of consecutive reiterated complexes. One-third of the 1-year-old lateral shoots was headed back to reduce the competition of branches with the trunk. Only shoots competitive with the trunk were headed back. In winter 2004, four healthy trees of each cultivar (a couple of trees per block) were selected. In each couple, a tree was still trained as a central leader (L) and the other one was trained according to the centrifugal training system (C) as described by Willaume et al. (2004). In winter 2004, C-training consisted of making a light well by removing all the shoots and buds along the trunk and on the underside of branches. All branches along the trunk were kept. In 2005, about no re-growth was found at sites submitted to extinction pruning in 2004. Complementary extinction pruning was carried out to reach the same crop load as in 2004. Extinction pruning on C trees and shortening cuts on L trees was done before full bloom and bud burst, respectively. In both treatments, fruit thinning was carried out to keep one fruit per inflorescence.

### *Three-dimensional digitising of trees and foliage reconstruction*

Trees were 3D-digitised at current-year shoot level one month before harvest in 2004 and 2005, i.e. in August or September depending on the cultivar. Digitising consisted of

measuring the spatial co-ordinates of the proximal and distal tips of all shoots in the trees. For this purpose, a digitiser Polhemus® Fastrak was used (Sinoquet and Rivet 1997). The method needs an operator who locates the digitiser pointer to any point to be measured. The spatial co-ordinates of the point are recorded from a magnetic technology (Polhemus 1993). Data acquisition is driven by software Pol95 (Adam 1999) available at <http://www2.clermont.inra.fr/piaf/eng/download/download.php>.

At the same time as digitising, the operator recorded shoot type. Current-year shoots were classified according to Lauri and Kelner (2001) and Willaume et al. (2004): i) fruiting shoots (FS) including the fruited or aborted bourse and its associated bourse shoot(s); ii) vegetative shoots. Vegetative shoots were classified in short (SVS, <4 cm) and long (LVS, >4 cm) shoots. Finally, reiterated LVS originally from latent buds were distinguished and noted R-LVS. LVS resulting from terminal growth of existing shoots, were noted T-LVS.

In addition to shoot digitising, twenty annual shoots of each category for each cultivar were randomly chosen and digitised at leaf level according to Sinoquet et al. (1998). For each leaf, the pointer was set at the junction point between petiole and lamina, with pointer orientation parallel to both the midrib axis and the lamina plane. This set up allowed us to derive leaf orientation angles, namely midrib azimuth and inclination, and lamina rolling around the midrib. At the same time, leaf length and leaf width were measured with a ruler. Samples of leaves were harvested for individual leaf area measurement. Leaves were scanned and then images were processed with Scion® software. The shoot data at leaf scale were used to set allometric relationships and compute leaf angle distributions.

Foliage associated with each shoot in the crown was reconstructed according to Sonohat et al.'s method (2006): i) Spatial co-ordinates of shoot tips allowed to compute shoot length; ii) shoot leaf number and area were inferred from an allometric relationship to shoot length (Palmer 1987), iii) all leaves in a shoot were assumed to have the same area and to be regularly positioned along the shoot axis; iv) leaf length and width were computed from an allometric relationship to leaf area and length, respectively; v) leaf angles were randomly sampled in the distributions set from digitising data at leaf scale. This sequence of computations was implemented in software written in FORTRAN, where inputs are the digitised tip co-ordinates of the studied tree shoots and parameters of the reconstruction rules. The reconstruction output is a collection of leaves with spatial co-ordinates, orientation angles and dimensions (Figure 1). The method was previously shown suitable to further compute

light properties at tree and shoot scale on peach trees (Sonohat et al. 2006). The method was also used with apple trees (Willaume et al. 2004).

#### *Derivation of tree canopy structure parameters*

Canopy structure parameters were computed from the reconstructed foliage data. Total leaf area (TLA) was computed as the sum of areas of all leaves at the scales of the whole tree and the shoot types (FS and VS). Crown volume (V) was computed as follows. A bounding box was defined around the tree according to the minimum and maximum values of leaf co-ordinates along axes X, Y and Z. The bounding box was then divided into cubic volume elements of 0.2 m called voxels. V was finally approximated as the cumulated volume of vegetated voxels, i.e. voxels including at least one leaf (Figure 1). Average leaf area density (LAD) was computed as the ratio of TLA to V. The relative variance of LAD ( $\xi$ ) - which has previously been reported as a main contributor to foliage clumping (Sinoquet et al. 2005) - was computed from values of LAD in voxels

$$\xi = (1 / N_v) \sum_{v=1}^{N_v} (LAD_v - \overline{LAD})^2 / \overline{LAD} \quad (1)$$

where  $N_v$  is the number of vegetated voxels,  $LAD_v$  is LAD in voxel  $v$  and  $\overline{LAD}$  is the mean LAD in the tree crown ( $\overline{LAD} = TLA / V$ ).

Finally the spatial distribution of leaf area was also visually assessed by dividing the canopy space in toric voxels with squared section (0.2 x 0.2 m) and a vertical symmetry axis centred to tree trunk. Leaves were assigned to toric voxels according to their spatial co-ordinates. Such space division allowed deriving 2D maps of changes in LAD as a function of altitude and distance to the tree trunk. This was computed at tree scale and per shoot type (FS and VS).

#### *Computation of light interception attributes*

Light interception at both tree and shoot scale was computed from the 3D plant mock-ups. Projected leaf area (PLA, m<sup>2</sup>) and silhouette to total area ratio (STAR, Carter and Smith 1985) were computed by using software VegeSTAR (Adam et al. 2002). PLA characterises light capture in term of intercepting leaf area, while STAR corresponds to average leaf irradiance related to incident radiation. Both variables are related as follows

$$STAR = PLA / TLA \quad (2)$$

Software VegeSTAR consists of computing PLA by processing 3D tree mock-up images (Sinoquet et al. 1998). Indeed leaf area lit by a light source of direction  $\Omega$  – e.g. the sun direction – is the same as leaf area seen on a tree photograph taken in the same direction, namely with an orthographic camera. PLA can therefore be computed by counting vegetation pixels in the image. Moreover, assigning a different false colour to each shoot in the tree makes it possible to compute PLA at intra-tree level, namely the shoot scale.

PLA and STAR values are originally directional variables. For directional integration over the sky hemisphere, the sky was discretised in 46 solid angle sectors of equal area, according to the Turtle sky proposed by Den Dulk (1989). Directional PLA and STAR values were computed for the central direction of each solid angle sector. Directional values were summed up over the sky hemisphere by using weighting coefficients derived from the Standard OverCast distribution of sky radiance (Moon and Spencer 1942).

PLA and STAR were computed for the actual trees, their crown envelopes and the corresponding homogeneous canopies. On one hand, PLA of the crown envelope, i.e. the projected envelope area (PEA, m<sup>2</sup>), was computed with VegeSTAR by replacing the leaves by the set of voxels making the crown volume. On the other hand, the homogeneous canopy was built by randomly locating leaves in the crown volume defined by the set of vegetated voxels. PEA and PLA of both actual and homogeneous tree canopies were used to compute crown porosity  $P_0$  and  $P_{0<HOM>}$ , respectively, i.e.

$$P_0 = 1 - PLA / PEA \quad \text{and} \quad P_{0<HOM>} = 1 - PLA_{<HOM>} / PEA \quad (3)$$

Porosity terms were finally used to derive foliage clumping ( $\mu$ ) according to Nilson (1971)

$$P_0 = P_{0<HOM>}^\mu \quad \text{hence} \quad \mu = \ln(P_0) / \ln(P_{0<HOM>}) \quad (4)$$

Parameter  $\mu$  is unity in case of random leaf dispersion in the tree crown and lesser than 1 if foliage shows clumping.

Finally the leaf area index of the tree was defined as  $LAI = TLA / PEA$  (Sinoquet et al. 2007)

### *Statistical analyses*

All statistical analyses were carried out using SPSS software (SPSS version 11.5, SPSS Inc., 2002). The following variables were subjected to ANOVA, i) canopy structure parameters: LAI, TLA at tree and shoot (FS, VS) scales, ii) light interception parameters: PLA, STAR,



PEA, LAI and  $\mu$  and parameters at tree scale, and for the former two parameters only at shoot scale. Duncan multiple mean comparison test was computed when cultivar effect was significant. The comparison between training systems (C vs. L) and between shoot types (VS vs. FS) was performed with independent T-test. A degree of confidence of 95% ( $P < 0.05$ ) was applied to all tests. Eventually, STAR distributions of FS shoots between training systems and/or cultivars were compared using the non parametric  $\chi^2$  test.

## Results

### *At tree scale*

*Canopy structure* A qualitative analysis of the spatial distribution of LAD of total tree foliage shows that canopy volume depended on cultivar (Figure 2), with smallest and largest volumes for ‘Scarletspur’ and ‘Granny’, respectively. The three cultivars showed similar gradients in LAD, with higher LAD in the central part of the tree and lower values at the crown periphery. Training had a small visual effect on LAD distribution for ‘Scarletspur’ and ‘Golden’ trees, while crown volume for ‘Granny’ trees seems to be larger in C-trees. For all cultivars, C-training reduces LAD around the trunk, i.e. making a light well in the tree canopy. This effect was very small in case of ‘Scarletspur’ and larger for ‘Granny’.

One-way ANOVAs showed that structural parameters were significantly different between ‘Scarletspur’ and the other two cultivars (Table 1A). ‘Scarletspur’ TLA was about half of TLA of ‘Golden’ and ‘Granny’ (6.8 vs. 13.5 m<sup>2</sup>). ‘Scarletspur’ crown volume was about 1/3 of that of the other cultivars (1.5 vs. 4.6 m<sup>3</sup>). Consequently LAD of ‘Scarletspur’ trees was higher. ‘Scarletspur’ also showed higher relative variance of LAD ( $\xi$ ).

Significant changes in structure parameters also occurred between 2004 and 2005, especially for TLA, LAD and  $\xi$ , where values were higher in 2005. Finally, the one-way ANOVA did not show any effect of training system on the canopy structure at tree scale (Table 1A).

*Light interception* STAR did not show any significant changes between cultivars, with values around 0.30 (Table 1B). On contrast, STAR significantly decreased from 0.32 to 0.28 between 2004 and 2005. Training had no significant effect on STAR. PLA results were different, with lower PLA in ‘Scarletspur’ and similar values in ‘Golden’ and ‘Granny’. Although PLA was slightly higher in 2005 and for C-training, tree age and training system had no significant effect on PLA ( $P=0.17$  and  $0.20$ , respectively).

Determinants of light interception showed significant changes between cultivars. The only exception was LAI where changes were low and non significant. ‘Scarletspur’ PEA was lower than that of ‘Golden’ and ‘Granny’ by a factor greater than two. Similarly, the clumping parameter  $\mu$  was significantly smaller in ‘Scarletspur’, indicating more foliage clumpiness. Temporal changes between 2004 and 2005 were only significant for LAI and  $\mu$ , with slightly more LAI and clumpiness in 2005. Finally training system did not affect significantly these parameters, even if PEA could have seemed larger in C-trees.

#### *At intra-tree scale*

*Canopy structure* The spatial distribution of LAD of both FS and VS is shown in Figure 3 and 4, respectively. In ‘Scarletspur’, FS leaf area was distributed in a smaller and lower canopy space than VS leaf area, while FS and VS of ‘Golden’ and ‘Granny’ trees occupied about the same space. For all cultivars, C-training markedly reduced the number of zones with high density of FS foliage, especially for ‘Scarletspur’ (Figure 3). In C-trees, zones of higher LAD of FS were not as close to the tree trunk as in L-training (Figure 3). In ‘Scarletspur’, LAD of VS showed high density in both training systems (Figure 4). Surprisingly, C-trees of ‘Golden’ showed zones with high values of LAD, but they were not so close to the trunk. C-training did not induce clear changes in the LAD distribution of ‘Granny’ trees.

VS and FS showed significant TLA differences in ‘Scarletspur’ and ‘Golden’, with about twice more leaf area in VS than in FS (Table 2). On contrast, ‘Granny’ FS and VS showed about the same amount of leaf area. TLA of FS was also significantly lower than that of VS in 2004 and in L-training, while differences were not significant in 2005 and C-training (Table 2).

*Light interception* STAR values for FS and VS foliage did not show any significant differences between cultivars and training systems (Table 2). Only STAR of VS showed a value significantly higher in 2005 than in 2004. On contrast, STAR values were always significantly higher for VS and lower in FS, with a difference ranging from 0.04 in ‘Granny’ to 0.12 in ‘Golden’. PLA changes at shoot type level were similar to TLA changes (Table 2): PLA of both FS in ‘Granny’ and VS in ‘Golden’ was significantly higher than that of the other cultivars. PLA of VS foliage was generally significantly greater than that of FS. It was especially the case of ‘Scarletspur’ and ‘Golden’ cultivars, and also the case of L-trees. On contrast, ‘Granny’ trees and C-trees did not show significant differences between PLA of FS and VS trees (Table 2).

Table 3 shows light interception by LVS at shoot scale, where terminal (T-LVS) and reiterated (R-LVS) shoots were distinguished. As ‘Scarletspur’ trees mainly display SVS and only showed a very few number of LVS, they were discarded from the analysis. For ‘Golden’ and ‘Granny’, T-LVS of L-trees had significant higher LA, STAR and PLA than T-LVS of C-trees, suggesting that at tree scale heading the trunk and scaffold branches stimulated the growth (LA) and light interception (STAR, PLA) of individual vegetative shoots (Table 3A). R-LVS were far less frequent on C-trees than on L-trees (Table 3A). This was directly related to the training system. However, the growth patterns of T-LVS and R-LVS within L-trees was different depending on the cultivar (Table 3B). For ‘Golden’, R-LVS behave similarly as T-LVS, with higher LA, STAR and PLA values on L-trees compared to C-trees. For ‘Granny’, the only significant difference was observed for STAR, with higher values in L-compared to C-trees.

Leaf irradiance distribution between individual FS is shown in Figure 5 for years 2004 and 2005. For all cultivars except ‘Golden’ in 2004, C-training led to a significant improvement of STAR distribution ( $\chi^2$  test,  $P < 0.01$ ), with less shaded and more sunny shoots. For both C- and L-trees, the shoot irradiance distribution was significantly different between all cultivars, with improved distribution from ‘Scarletspur’ to ‘Golden’ and then ‘Granny’ ( $P < 0.01$ , data not shown).

## Discussion

### *Advantages and limitations of virtual experiments*

The combination of making 3D tree mock-ups with light computations based on projection methods allowed us studying in detail canopy structure and light interception attributes. First, structure parameters at the tree scale were computed from the databases where canopy geometry was described at leaf scale. Here we were able to describe the spatial distribution of LAD in the tree crowns (Figure 2). Only few measurements based on 2D or 3D leaf clipping have been reported in apple trees (Cohen et al. 1987, Palmer et al. 1992) and vineyards (Mabrouk et al. 1997). They are usually destructive and very tedious. With the 3D digitising method, we could also establish the spatial distribution of leaf area for FS and VS, separately (Figures 3 and 4). Second, virtual experiments allowed us computing light interception properties and their determinants at several scales: STAR and PLA of the whole tree (Table 1B), per shoot type (FS and VS) (Table 2) and at individual shoot scale (Figure 5). In the real world, several methods have been proposed to measure total light interception at tree scale,

‘e.g.’ arrays of sensors or fisheye photographs below the canopy (Wünsche et al. 1995, Giuliani et al. 2000). Wünsche et al. (2000) also proposed a scanner laser method to measure light partitioning between spurs and extension shoots, almost similar to FS and VS, respectively. Laser beams were sent to the canopy and the target organ was visually recorded as spur or extension shoot leaf. The plant image processing method used here can be regarded as an extension of Wünsche’s work, where each pixel in the image corresponds to a laser beam and target classification is automated by using false colours assigned to each shoot type (Figure 1) or individual shoot. Therefore the virtual computation allowed a large number of sampled beams (the image size used in VegeSTAR is 356 x 356 pixels, and one image is used for each of the 46 light directions used to abstract the sky radiation) and fine light partitioning between plant components. Virtual experiments also allowed us computing parameters which are very difficult to measure in the field. This is especially the case of the leaf dispersion parameter  $\mu$  which expresses departure from random distribution of leaves in the canopy space (Nilson 1971). Cohen et al. (1995) inferred clumping properties of apple trees by simultaneous measurements of leaf area and light distribution within the tree canopy. Here we constructed a virtual homogeneous tree canopy where leaves were randomly distributed in the crown volume, and we derived  $\mu$  by comparing the crown porosity of both actual and homogeneous tree crowns (Eqn 4). Such computations could not be made in the real world, mainly because actual homogeneous trees do not exist in the nature.

Unfortunately virtual experiments also show limitations. The main one is related to the construction of 3D plants. Here we used a 3D digitising technique (Sinoquet and Rivet 1997), which allowed us describing the 3D structure of the trees. However tree digitising in the field is time consuming. The rate of 3D data acquisition is about 1000-2000 points per day, if tree size is not too big. For tall trees, tree digitising is quite impossible. Here we used digitising at leafy shoot scale associated with a reconstruction method of leaves attached to the shoot (Sonohat et al. 2006). This allowed us saving data acquisition time, and the method was shown to be accurate for building 3D tree structures suitable for light interception computations (Sonohat et al. 2006). Digitising at shoot scale allowed us to measure the 3D structure of 18 trees in 2004 and 2005. In comparison with other studies based on virtual plants, this is a high number of plants (see e.g. Thanisawanyangkura et al. 1997, Willaume et al. 2004). However, it was not enough to statistically show the combined effects of cultivar, training system and evolution over two years at tree scale (Table 1). Indeed the relatively low number of individuals only allowed us one-way ANOVAs where the separate effects of

cultivar, training and year were analysed. The number of trees was not enough to show interactions between cultivar and training, although such interactions probably exist. For example, C-training showed a larger effect on ‘Granny’, while ‘Scarletspur’ trees were poorly affected by training change (Figure 2). At shoot scale, the number of individuals, i.e., shoots, was sufficient and showed significant differences between both cultivars and training systems (Table 3 and Figure 5).

*Cultivar and training effects on canopy structure and light interception*

At tree scale, the differences in structure parameters and interception properties can be related to the typology of the 3 cultivars: Type II for ‘Scarletspur’, III for ‘Golden’ and IV for ‘Granny’ (Lespinasse 1992). Type II cultivars show more short shoots and less extension shoots, as shown by Stephan et al. (2007) for ‘Scarletspur’. This leads to smaller canopy volume, leaf area and total light interception (PLA). Moreover, the display of foliage mainly in short shoots may explain the higher foliage clumping ( $\mu$  and  $\xi$ ). Indeed small internode length which is a characteristic of dwarf or compact scion cultivars (Rusholme et al. 2004) has been shown to increase foliage clumping (Takenaka 1994). Leaf irradiance (STAR) at tree scale did not show any significant difference between cultivars, although values were a bit smaller for ‘Scarletspur’ and higher for ‘Granny’. The question remains whether differences could have been shown if a larger number of trees would have been included in the study.

Partitioning of leaf area between FS and VS also showed differences between cultivars, with much more VS leaf area in ‘Scarletspur’ and ‘Golden’, and balanced leaf area between FS and VS for ‘Granny’ (Table 2). Although STAR values were higher on VS than on FS for the three cultivars, the sunlit leaf area (PLA) was similar on both shoot types for ‘Granny’ whereas it was significantly higher for VS than for FS on the other two cultivars. As fruit yield was shown to be related to light interception by spurs (Lakso et al. 1999, Wünsche et al. 1996), the higher amount of sunlit leaf area of FS for ‘Granny’ is likely to explain the higher regularity of bearing of this cultivar.

The present study did not permit to show a significant effect of the training system at the whole-tree scale for any of leaf canopy and light interception parameters as well as for combinations between them. However, an effect of training could be observed at two levels. First, STAR values of individual shoots, whether VS or FS, increased in C-trees compared to L-Trees (Figure 5) the former having lower LAD values than the latter (Figures 2, 3, 4). Second, L-trees consistently increased VS leaf area (total and sunlit) compared to FS leaf area

whereas leaf areas of both shoot types were similar for C-trees (Table 2). From a physiological viewpoint the higher amount of sunlit leaf area proximal to the fruit is known to be main positive factor for yield (Wünsche and Lakso 2000). We show here that the training system may significantly change the proportion of each shoot type (TLA) as well as their spatial distribution and access to light (PLA).

Another effect of the training system could be observed on the type of long vegetative shoots which developed either from an existing shoot (T-LVS) or from a latent bud (R-LVS). A previous analysis on the same experiment already showed that heading of branches, included in the Central Leader system, leads to strong reiterative phenomena (Stephan et al. 2007). We showed here that these shoots (R-LVS) had similar LA and significantly lower STAR values than T-LVS on both cultivars. PLA was lower in R-LVS compared to T-LVS but significant only for ‘Golden’. This could be explained by the location of R-LVS on scaffold branches below pruning cuts, i.e. within the canopy where there was lower light penetration.

Comparison with other studies is difficult because of the scarce data reported in the literature at individual shoot scales. The present study on the effect of tree manipulation on light interception by shoots depending on their type lends further supports to previous results obtained in a horticultural perspective showing a positive effect of minimal pruning strategies (Robinson 2007) and more especially Centrifugal Training (Willaume et al. 2004, Lauri et al. 2007) on fruit growth and quality, and regularity of yield across consecutive years.

## Tables

Table 1: Cultivar, year and training system effects on light interception (A), leaf canopy structure (B) and combined (C) parameters at tree scale.

(A)

Mean per cultivar	N	TLA (m <sup>2</sup> )	V (m <sup>3</sup> )	LAD (m <sup>-1</sup> )	$\xi$ (m <sup>-1</sup> )
Scarlet Spur Delicious	12	6.79 <sub>b</sub>	1.53 <sub>b</sub>	4.29 <sub>a</sub>	3.97 <sub>a</sub>
Golden Delicious	11	14.33 <sub>a</sub>	4.43 <sub>a</sub>	3.23 <sub>b</sub>	2.65 <sub>b</sub>
Granny Smith	12	13.52 <sub>a</sub>	4.57 <sub>a</sub>	2.89 <sub>b</sub>	3.06 <sub>b</sub>
<i>F</i>		6.27	14.04	11.55	6.90
<i>P</i>		<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Mean per year					
2004	18	9.36 <sub>b</sub>	3.13	3.12 <sub>b</sub>	2.71 <sub>b</sub>
2005	17	13.70 <sub>a</sub>	3.87	3.85 <sub>a</sub>	3.81 <sub>a</sub>
<i>F</i>		4.30	1.09	5.96	14.01
<i>P</i>		0.04	0.30	0.02	<0.01
Mean per training system					
C-trees	17	12.49	3.93	3.29	3.35
L-trees	18	10.51	3.07	3.65	3.15
<i>F</i>		0.81	1.47	1.33	0.326
<i>P</i>		0.37	0.23	0.25	0.57



(B)

Mean per cultivar	N	STAR	PLA (m <sup>2</sup> )
Scarlet Spur Delicious	12	0.28	1.73 <sub>b</sub>
Golden Delicious	11	0.30	4.16 <sub>a</sub>
Granny Smith	12	0.32	4.19 <sub>a</sub>
<i>F</i>		2.92	13.07
<i>P</i>		0.07	<0.01
Mean per year			
2004	18	0.32 <sub>a</sub>	2.94
2005	17	0.28 <sub>b</sub>	3.76
<i>F</i>		8.01	1.95
<i>P</i>		<0.01	0.17
Mean per training system			
C-trees	17	0.31	3.73
L-trees	18	0.29	2.97
<i>F</i>		0.82	1.67
<i>P</i>		0.37	0.20

(C)

Mean per cultivar	N	LAI	PEA(m <sup>2</sup> )	μ
Scarlet Spur Delicious	12	1.66	3.90 <sub>b</sub>	0.54 <sub>b</sub>
Golden Delicious	11	1.82	7.70 <sub>a</sub>	0.63 <sub>a</sub>
Granny Smith	12	1.42	9.20 <sub>a</sub>	0.66 <sub>a</sub>
<i>F</i>		2.68	14.18	26.57
<i>P</i>		0.08	<0.01	<0.01
Mean per year				
2004	18	1.47 <sub>b</sub>	6.13	0.63 <sub>a</sub>
2005	17	1.79 <sub>a</sub>	7.74	0.58 <sub>b</sub>
<i>F</i>		4.91	2.11	6.00
<i>P</i>		0.03	0.15	0.02
Mean per training system				
C-trees	17	1.53	7.91	0.61
L-trees	18	1.72	6.00	0.61
<i>F</i>		1.62	3.14	0.10
<i>P</i>		0.21	0.08	0.75

Subscript letters within columns indicate significant difference with Duncan test for cultivars, and Student test for year and training systems ( $P>0.05$ )

Table 2: Cultivar, year and training system effects on TLA, STAR and PLA for fruiting (FS) and vegetative shoots (VS). TLA and PLA are expressed in m<sup>2</sup>.

Cultivar	Training system	N	TLA <sub>FS</sub>	TLA <sub>VS</sub>	STAR <sub>FS</sub>	STAR <sub>VS</sub>	PLA <sub>FS</sub>	PLA <sub>VS</sub>
<i>2004 August</i>								
Scarlet Spur D.	C	3	2.34	3.50	0.27	0.36	0.69	1.24
	L	3	1.06	4.46	0.27	0.33	0.28	1.40
Golden Delicious	C	3	2.80	11.22	0.26	0.31	0.75	3.21
	L	3	3.32	8.21	0.24	0.31	0.79	2.44
Granny Smith	C	3	6.33	7.09	0.30	0.31	1.91	2.22
	L	3	2.72	6.22	0.29	0.30	0.77	1.89
<i>2005 August</i>								
Scarlet Spur D.	C	3	2.08	4.25	0.33	0.38	0.67	1.54
	L	3	2.70	5.40	0.22	0.36	0.58	1.78
Golden Delicious	C	2	5.28	10.83	0.25	0.51	1.30	5.09
	L	2	5.06	7.20	0.22	0.35	1.09	2.41
Granny Smith	C	3	12.86	5.95	0.30	0.34	3.81	2.01
	L	3	5.28	4.96	0.28	0.37	1.40	1.65
Mean per cultivar		N	TLA <sub>FS</sub>	TLA <sub>VS</sub>	STAR <sub>FS</sub>	STAR <sub>VS</sub>	PLA <sub>FS</sub>	PLA <sub>VS</sub>
Scarlet Spur D.		12	<b>2.05<sub>b</sub></b>	<b>4.41<sub>b</sub></b>	<b>0.27<sub>a</sub></b>	<b>0.36<sub>a</sub></b>	<b>0.55<sub>b</sub></b>	<b>1.49<sub>b</sub></b>
Golden Delicious		10	<b>3.91<sub>ab</sub></b>	<b>9.44<sub>a</sub></b>	<b>0.24<sub>a</sub></b>	<b>0.36<sub>a</sub></b>	<b>0.94<sub>b</sub></b>	<b>3.19<sub>a</sub></b>
Granny Smith		12	6.80 <sub>a</sub>	6.06 <sub>b</sub>	<b>0.29<sub>a</sub></b>	<b>0.33<sub>a</sub></b>	1.97 <sub>a</sub>	1.94 <sub>b</sub>
Mean per year								
2004		18	<b>3.10<sub>a</sub></b>	<b>6.79<sub>a</sub></b>	<b>0.27<sub>a</sub></b>	<b>0.32<sub>a</sub></b>	<b>0.86<sub>a</sub></b>	<b>2.07<sub>a</sub></b>
2005		16	5.60 <sub>a</sub>	6.11 <sub>a</sub>	<b>0.27<sub>a</sub></b>	<b>0.38<sub>b</sub></b>	1.51 <sub>a</sub>	2.25 <sub>a</sub>
Mean per training system								
C-trees		17	5.28 <sub>a</sub>	6.93 <sub>a</sub>	<b>0.29<sub>a</sub></b>	<b>0.36<sub>a</sub></b>	1.53 <sub>a</sub>	2.40 <sub>a</sub>
L-trees		17	<b>3.26<sub>a</sub></b>	<b>6.01<sub>a</sub></b>	<b>0.25<sub>a</sub></b>	<b>0.34<sub>a</sub></b>	<b>0.80<sub>a</sub></b>	<b>1.90<sub>a</sub></b>

For each variable and each couple FS-VS, values in bold within rows indicate significant differences with Dependent T-test ( $P > 0.05$ ). Subscript letters within columns indicate significance of differences with Duncan multiple mean comparison test for cultivars, and Student T-test for years and training systems ( $P < 0.05$ ).

Table 3. LA, STAR and PLA of long vegetative shoots (LVS) issued from terminal (T-LVS) and reiterated (R-LVS) growth in 2005 as influenced by (A) training system (C, L) and (B) pruning (T-LVS, R-LVS) for L-trees only, for ‘Golden Delicious’ and ‘Granny Smith’. LA and PLA are measured in dm<sup>2</sup>.

Cultivar	Training system	T-LVS				R-LVS			
		N	LA	STAR	PLA	N	LA	STAR	PLA
Golden Delicious	C	500	2.10 <sub>b</sub>	0.22 <sub>b</sub>	0.51 <sub>b</sub>	24	2.30 <sub>b</sub>	0.25 <sub>b</sub>	0.58 <sub>b</sub>
	L	239	3.06 <sub>a</sub>	0.52 <sub>aA</sub>	1.62 <sub>aA</sub>	264	3.09 <sub>a</sub>	0.42 <sub>aB</sub>	1.38 <sub>aB</sub>
Granny Smith	C	349	3.12 <sub>b</sub>	0.29 <sub>b</sub>	0.94 <sub>b</sub>	28	4.45	0.65 <sub>a</sub>	2.95
	L	34	3.51 <sub>a</sub>	0.63 <sub>aA</sub>	2.29 <sub>a</sub>	232	3.66	0.50 <sub>bB</sub>	1.93

**(A)**

Tree manipulation effect (C-trees vs. L-trees)

Golden Delicious	F	1.82	1.67	56.72	21.21	2.30	21.44
	<i>P</i>	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Granny Smith	F	3.31	7.4	21.67	57.31	14.07	0.10
	<i>P</i>	<0.01	<0.01	<0.01	0.18	<0.01	0.47

**(B)**

Pruning effect (T-LVS vs. R-LVS) in L-trees

Golden Delicious	F	0.67	2.72	1.98
	<i>P</i>	0.70	<0.01	0.02
Granny Smith	F	0.04	6.18	0.04
	<i>P</i>	0.56	<0.01	0.06

Within columns different lowercase subscript letters indicate significant differences between training systems (Independent T-test,  $P < 0.05$ ).

Within rows and for each variable different uppercase subscript letters indicate significant differences between T-LVS and R-LVS for L-trees (Independent T-test,  $P < 0.05$ ).

Figure 1. Virtual images of representative 3D digitised trees: Left panel: C-trees, right panel: L-trees. A,B: 'Scarletspur', C,D: 'Golden', E,F: 'Granny'. False colours were assigned to shoot types: Red: bourses, Blue: bourse shoots, Green: vegetative shoots. Crown volume was approximated by a set of voxels. Voxel size was 0.2 m and shows the scale of the images. Images were synthesized with VegeSTAR software (Adam et al. 2002).

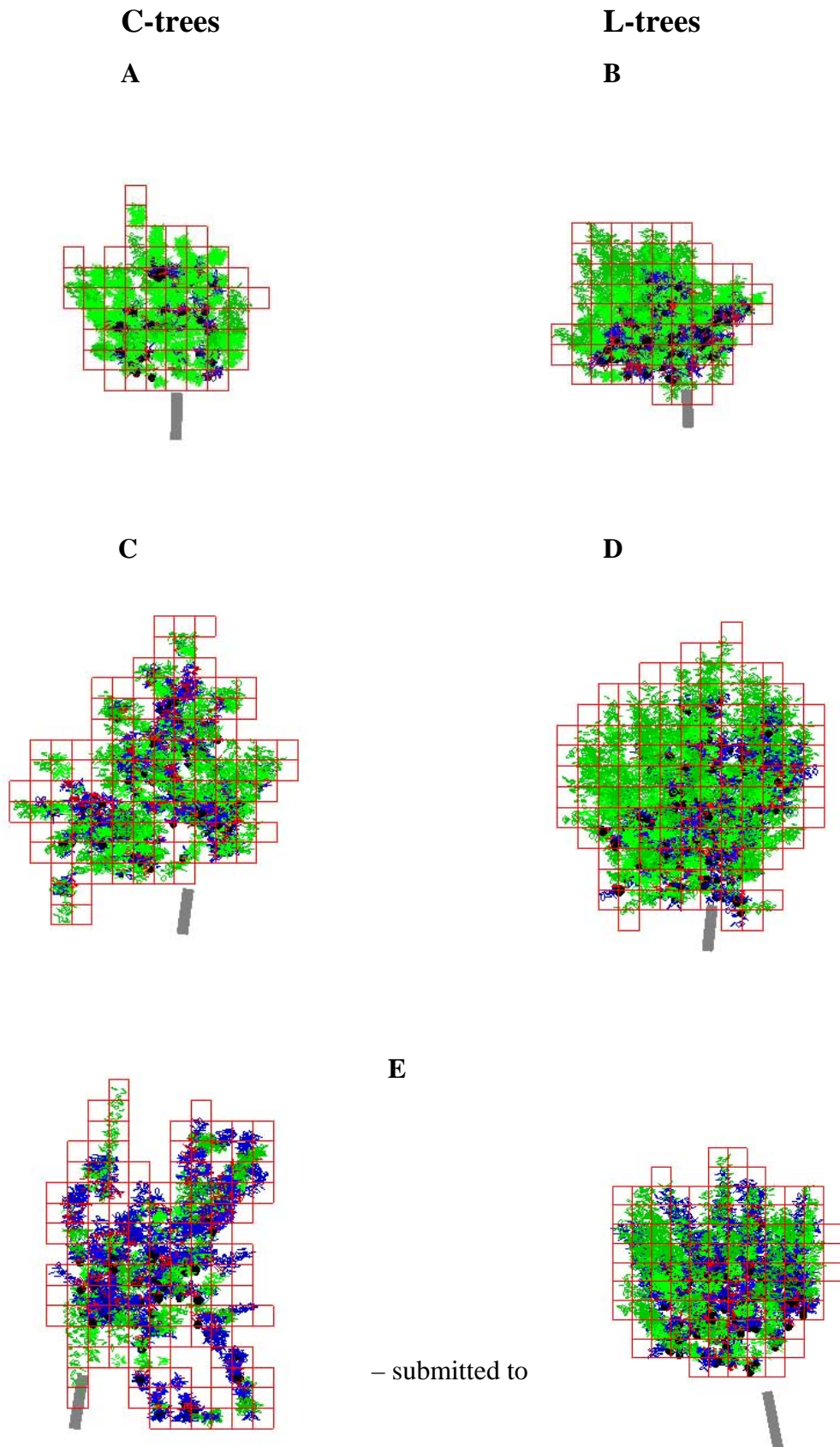


Figure 2. Leaf area density (LAD) distribution as a function of height and distance to tree center for 3 cultivars and 2 training systems, at whole tree scale.

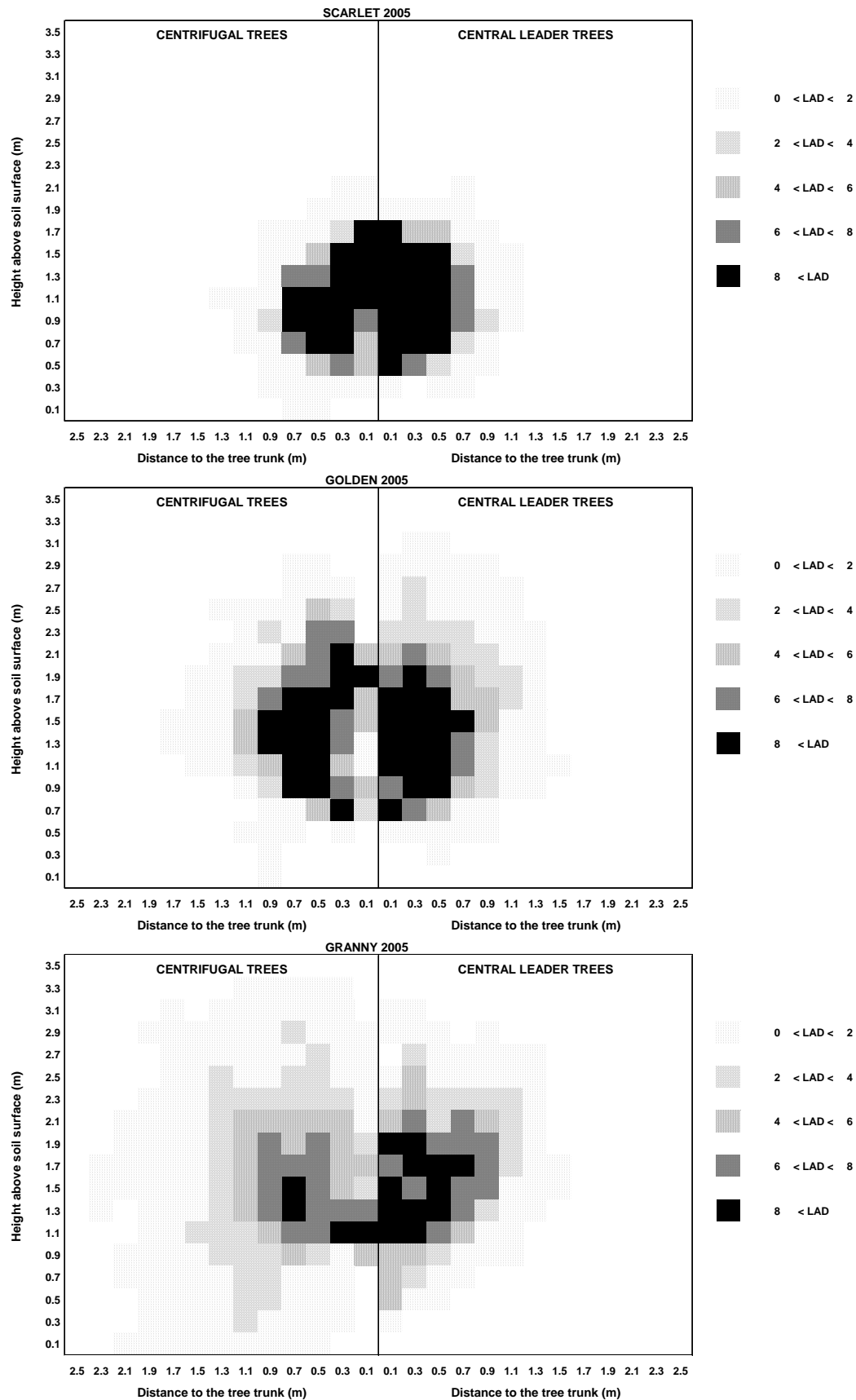


Figure 3. Leaf area density (LAD) distribution as a function of height and distance to tree center for 3 cultivars and 2 training systems, for the fruiting shoot foliage (FS).

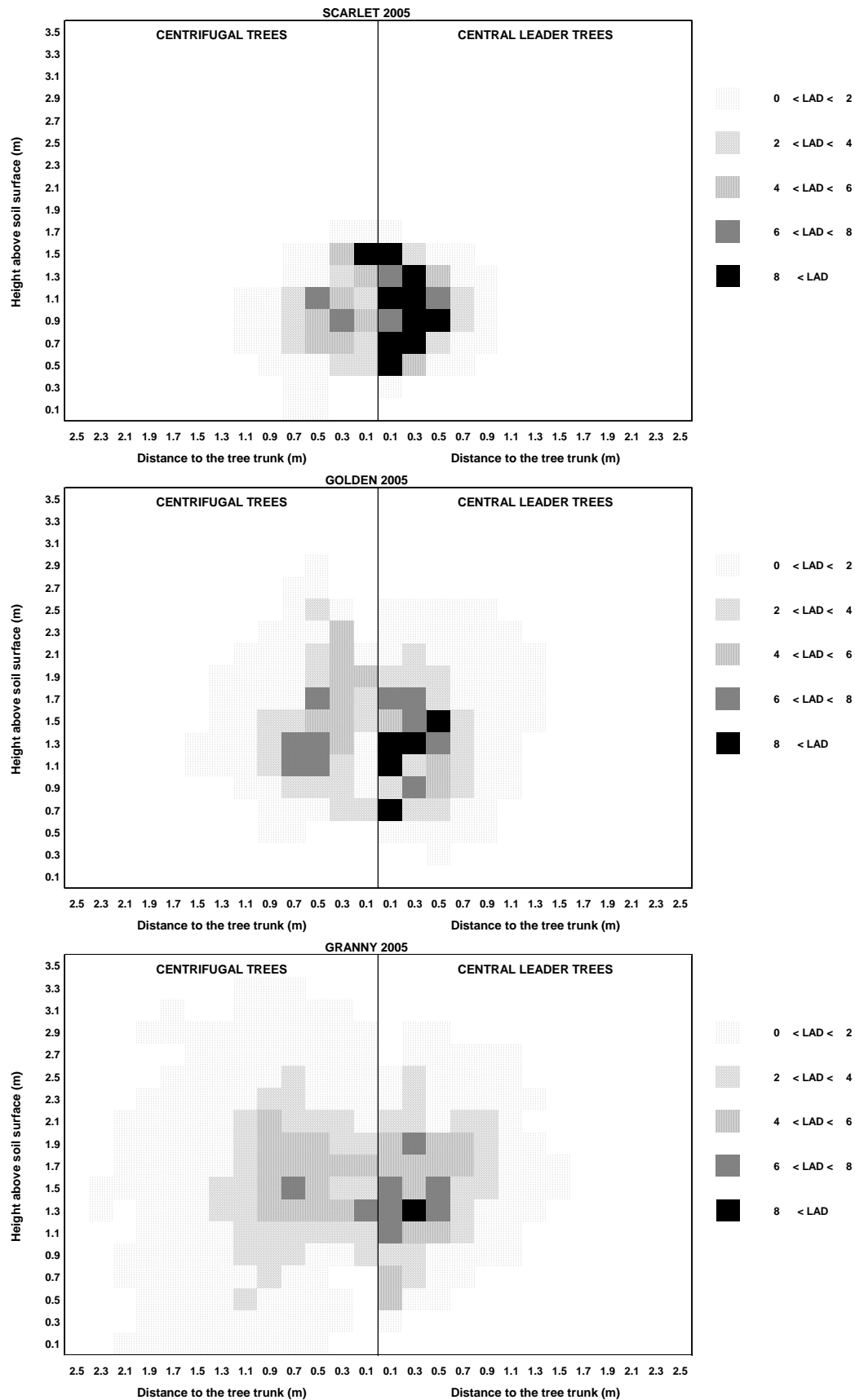


Figure 4. Leaf area density (LAD) distribution as a function of height and distance to tree center for 3 cultivars and 2 training systems, for the vegetative shoot foliage (VS).

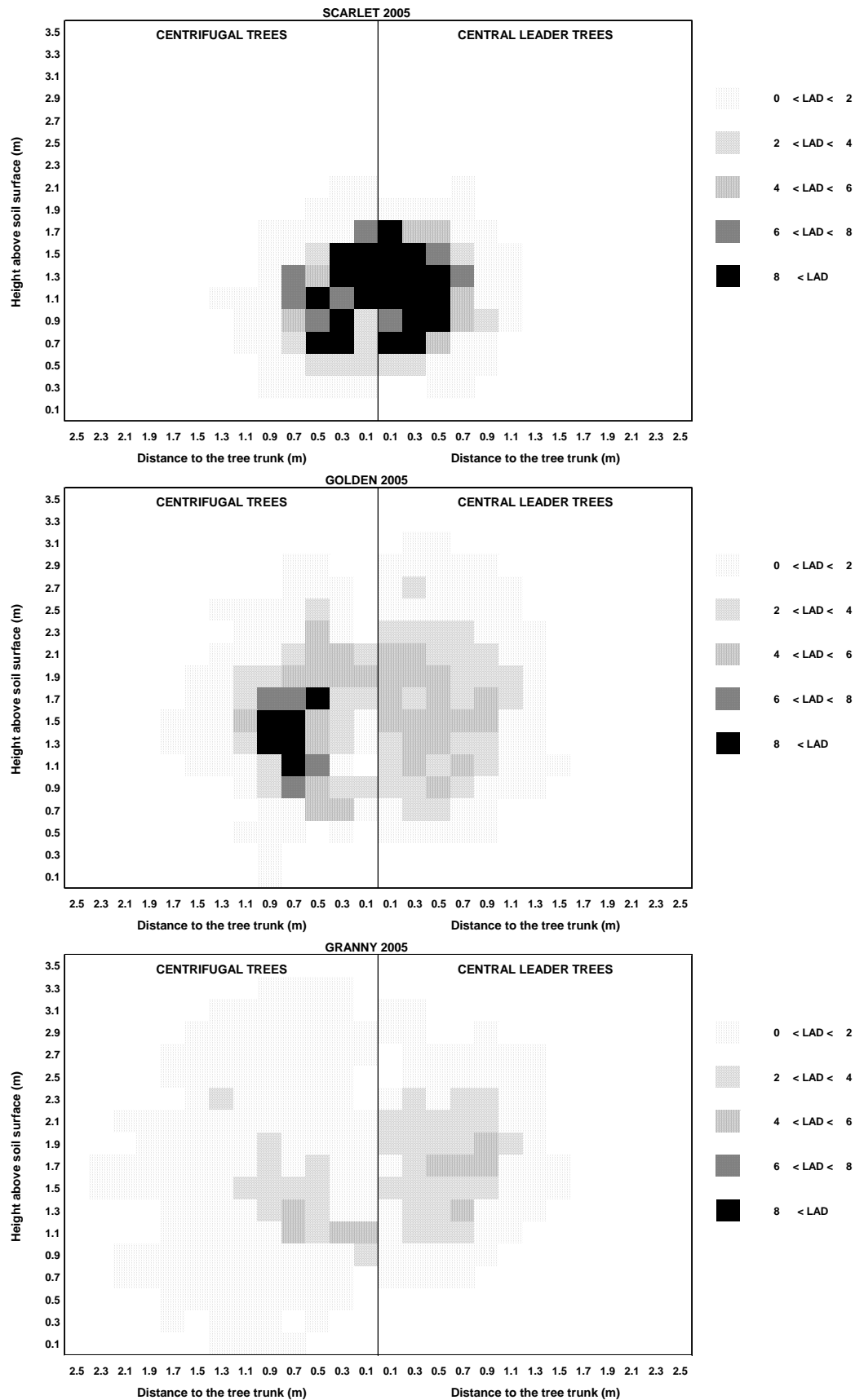
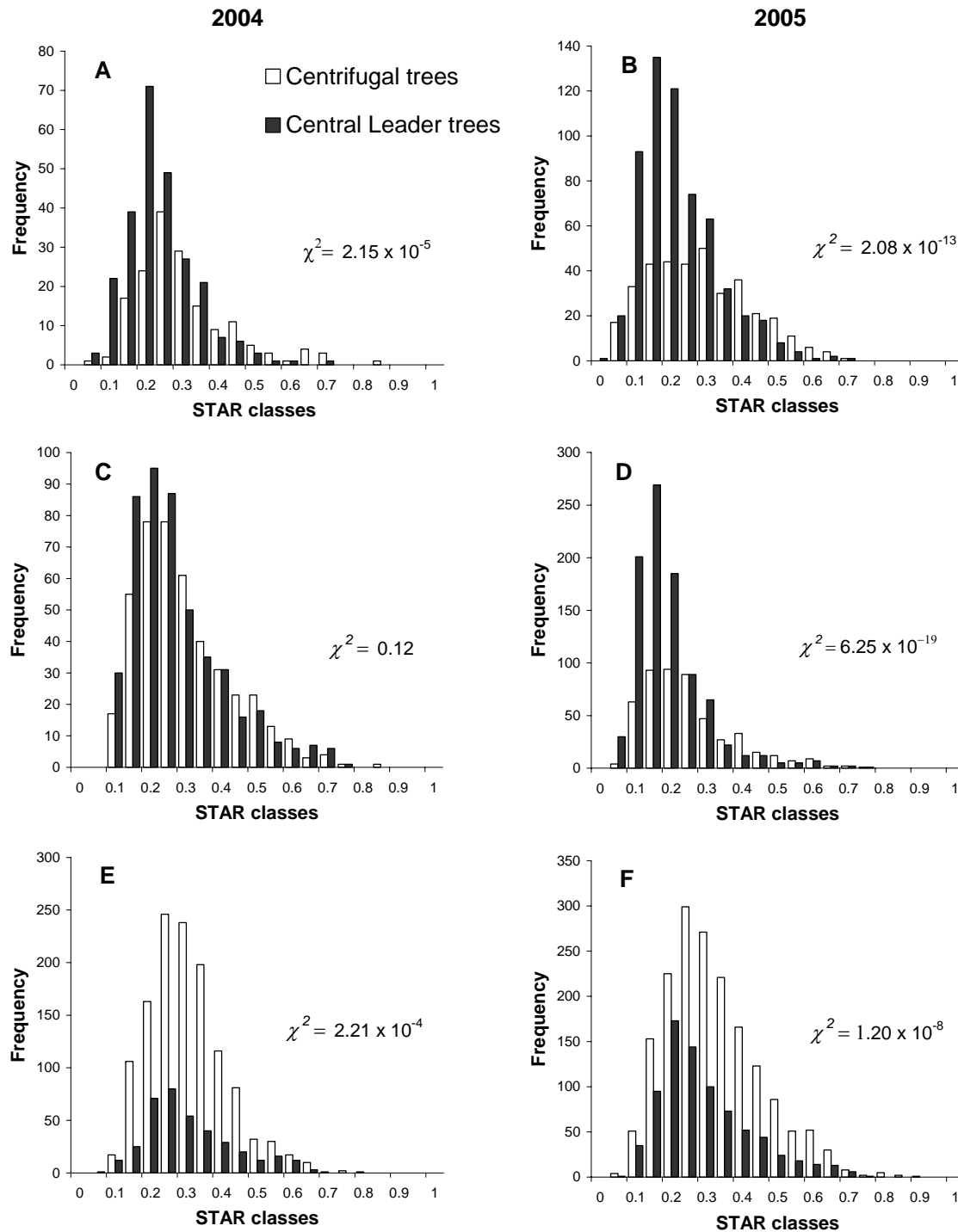




Figure 5. Effect of the training system (Centrifugal 'vs.' Central Leader) on the distribution of STAR of fruiting shoots (FS) at harvest 2004 and 2005 for 'Scarletspur' (A, B), 'Golden Delicious' (C,D) and 'Granny Smith' (E,F). For each cultivar, STAR distribution between the two training systems were compared by a  $\chi^2$  non-parametric test.



## ***Chapitre 7 : Discussion générale***

L'expérimentation se déroule sur 18 pommiers de 3 cultivars appartenant à différents idéotypes et conduits selon deux systèmes contrastés sur 2 années. Les résultats ont permis: i) l'analyse de la démographie et de la séquence de fonctionnement sur 2 ans des pousses végétatives et fructifères ainsi que leur distribution spatiale, ii) le développement et la validation de deux modèles simplifiés pour estimer l'interception de la lumière par des arbres isolés, ainsi que iii) l'analyse de la structure de la couronne et du climat lumineux à l'échelle de l'arbre et des différentes pousses.

Cette expérimentation qui se base sur la digitalisation des pousses (Sinoquet et Rivet, 1997) est couplée à une reconstruction virtuelle du feuillage et la simulation de l'interception de la lumière (Willaume *et al.*, 2004 ; Sonohat *et al.*, 2006). Dans un premier temps une évaluation de cette méthodologie est présentée. Les principaux résultats sont ensuite présentés et discutés.

### *Evaluation des méthodes de travail*

#### 1. Le matériel végétal et les modes de conduite

Les dix-huit arbres choisis pour notre expérience sont plantés en même temps en 1999 et greffés sur un même porte-greffe, M7. Au début de l'expérimentation, les pommiers étaient en cinquième feuille. Cependant, à cause des pratiques de taille systématique, liées au mode de conduite en *Central Leader*, la réponse des arbres a varié en fonction des cultivars : les arbres de Scarletspur Delicious étaient très compacts et de volume réduit avec une vigueur faible. Ceux de Golden Delicious étaient vigoureux mais présentaient une hétérogénéité du point de vue de la production de fruits et par conséquent du point de vue démographie des pousses

(végétatives *versus* fructifères). Les arbres de Granny Smith n'avaient pas leur port habituel retombant mais un port comparable à celui de Golden Delicious.

Ainsi en début d'expérimentation les arbres n'étaient pas homogènes en terme de croissance, de surface foliaire et de démographie des pousses, ce qui peut expliquer l'hétérogénéité de la distribution des individus à comparer dans les différentes analyses statistiques.

Si les trois arbres par cultivar et par mode de conduite ne semblent pas suffisants en nombre pour les analyses statistiques entre les arbres, la population des différents types de pousses est suffisante pour obtenir des différences significatives à l'échelle de la pousse. Une approche comparable a été réalisée par Sonohat *et al.* (2006).

La *Conduite Centrifuge* qui est adoptée sur la moitié des arbres sur une période de deux ans a permis en premier lieu le mouvement des points de fructifications de l'intérieur de l'arbre vers sa périphérie. Dans la majorité des cas, et contrairement aux résultats de Lauri *et al.* (2004), la présence de bourse en position terminale des branches n'est pas fréquente, et si cela se produit, la bourse donne rarement un fruit. En effet, la vigueur générale de l'arbre est toujours forte à cause de la taille annuelle des branches et des rameaux. De plus, les nouveaux points de fructification ne sont pas encore autonomes en terme d'export de carbone vers les fruits; les réitérations continuent toujours à puiser les assimilats pour l'édification des pousses végétatives (Stephan *et al.*, 2007). En deuxième année, la présence des bourses en position terminale des rameaux est fréquente chez Granny Smith conduit en *Centrifuge*, ce qui induit une arcure naturelle des branches : l'arbre commence à retrouver son port naturel retombant (Lepinasse et Delort, 1986). Ce phénomène est faiblement observé chez Golden Delicious et encore plus rarement chez Scarletspur Delicious (Stephan *et al.*, 2007, Tableau 3). La réponse des arbres à la taille est donc fortement liée au type de fructification du cultivar : Granny Smith possède une forte tendance à fructifier tôt en position terminale (Lepinasse et Delort, 1993; Lauri *et al.*, 1995) alors que les cultivars de type II et III mettent davantage de temps pour exprimer ce caractère. Une investigation sur le comportement des différents cultivars en réponse à ces deux modes de conduite contrastés devrait donc se poursuivre sur plusieurs années.

## 2. La digitalisation

La digitalisation en 3D des pousses à l'échelle foliaire et à l'échelle de l'arbre selon la méthodologie de Sinoquet et Rivet (1997) a permis d'effectuer les différentes analyses de structure du feuillage et l'étude du climat lumineux à l'échelle de l'arbre et des différents types de pousses.

Trois digitalisations ont été réalisées au cours des deux années d'expérimentation : la première en mai 2004, la seconde en août 2004 et la troisième en août 2005. Pour digitaliser une centaine de pousses avec leurs feuilles et les extrémités de toutes les pousses annuelles et les fruits des arbres, il faut consacrer un mois entier à la digitalisation. Ainsi un arbre de grande taille (Golden Delicious ou Granny Smith greffé sur M7 en sixième feuille) nécessite une journée et demie pour être digitalisé (plus de 4000 points). Bien que la comparaison entre plusieurs dates de mesures soit possible, nous signalons qu'il est plus pertinent de travailler en fin de saison végétative plutôt qu'au début de celle-ci. Nous avons fait le choix de digitaliser les arbres au moment de la récolte, c'est à dire en phase d'arrêt de la croissance des pousses et à un moment où la géométrie de l'arbre est fortement influencée par la présence des fruits.

En effet, en fin de printemps, la croissance végétative et la chute physiologique sont fortement affectées par le cultivar et le climat. La première vague de croissance peut être terminée pour un cultivar donné alors qu'elle ne l'est pas encore pour un autre. De même, la seconde vague de croissance n'est pas prise en compte, ce qui induit une sous-estimation de la démographie et de la longueur des pousses, ainsi que du nombre des feuilles et de la surface foliaire. La comparaison inter-arbres même pour un cultivar donné pourrait être biaisée si la digitalisation a lieu en pleine période de croissance, ainsi par exemple la relation entre le nombre de feuilles et la distance entre les noeuds et la longueur des pousses n'a pas pu être établie en mai 2004. Ceci nous a amené à effectuer une seule digitalisation en fin d'août pour la seconde année expérimentale pour comparer les deux années. L'intérêt de deux digitalisations par saison végétative réside dans l'étude de la dynamique de croissance des pousses (longueur, surface foliaire) et de la variation du climat lumineux en cours de saison.

Le digitaliseur POLHEMUS FASTRAK utilisé dans ce travail reste actuellement parmi les meilleurs moyens pour reconstruire les maquettes des arbres en 3D, et ensuite pour traiter par simulation l'interception de la lumière de ces arbres. Les points faibles de la méthode sont les suivants:

- Le travail doit se faire avec deux personnes. L'expérimentation dépend donc de la disponibilité des techniciens: pour notre étude, la deuxième digitalisation à l'échelle foliaire a dû être réduite en fonction de la disponibilité des étudiants participant aux mesures.
- Le vent fait bouger les rameaux et ne permet pas une bonne précision des coordonnées spatiales, notamment à l'échelle des feuilles. Ce vent qui est presque journalier à la Bekaa commence faiblement le matin et se renforce vers midi. Ceci nous a amené à travailler à l'échelle foliaire le matin puisque cette opération demande plus de précision, et ensuite continuer à l'échelle de l'arbre. En deuxième année, les pousses à digitaliser à l'échelle foliaire ont été prélevées sur des arbres similaires qui ne faisaient pas partie des arbres étudiés, fixées dans un support stable puis digitalisées et mesurées dans un endroit clos à l'abri du vent.
- Le champ magnétique émis par le cube type TX4 est faible par rapport à celui du type sphère. Ceci pose énormément de problème dès que la distance entre le point mesuré et le cube dépasse 2m: les mesures peuvent changer du simple au quadruple voir plus. Pour cela, la répétition des mesures est de rigueur pour les extrémités, ce qui ralentit le travail. Il est donc nécessaire d'utiliser des champs magnétiques plus intenses pour les arbres de taille significative.
- Le digitaliseur nécessite une source électrique, qui au champ est assurée par une batterie. La batterie a une autonomie de 4 ou 5 heures. La batterie doit donc être changée ou rechargée en cours de journée pour pouvoir travailler toute la journée.
- L'humidité matinale, les températures élevées (plus de 37°C à l'ombre) et un certain nombre de facteurs différents induisent des erreurs d'exécution de POL95, liées au dysfonctionnement du digitaliseur soumis à des conditions climatiques difficiles. Parfois ces erreurs ne peuvent être résolues qu'en réinitialisant le digitaliseur.

### 3. La reconstruction du feuillage

L'échantillonnage destructif et la digitalisation des pousses à l'échelle foliaire pour la détermination des relations allométriques suivent la méthodologie de Willaume *et al.* (2004) sur le pommier. Elle a été adaptée en fonction du cultivar et de la date de digitalisation. Une forte corrélation existe entre la surface foliaire mesurée au planimètre et la surface foliaire estimée par la longueur et la largeur des feuilles. Cependant nous n'avons pas trouvé une corrélation entre longueur du pétiole et la longueur de feuille, comme le montre Niinemets *et al.* (2004) sur peuplier. Une longueur moyenne de 3cm a donc été retenue pour les pétioles à partir des mesures effectuées. De même nous avons noté une absence de corrélation entre la longueur de pousse courte (bourse, pousse de bourse courte, pousse végétative courte) et le nombre de feuilles qu'elle porte. Ceci est en partie lié à la digitalisation dont la précision est de l'ordre du cm alors que la longueur des bourses dépasse rarement 4cm. On a donc choisi de prendre pour chaque cultivar un nombre moyen de feuilles par type de pousse courte.

Plusieurs articles affirment que la surface foliaire, l'orientation des feuilles, ainsi que le nombre de feuilles par pousse sont affectés par le climat lumineux de l'arbre et donc par la position des pousses et des feuilles dans la couronne (Farque *et al.*, 2001; Niinemets et Lukjanova, 2002). Il serait donc pertinent, dans une poursuite de ce travail de réaliser un échantillonnage selon un profil vertical ou radial, pour voir à quel point cette plasticité des caractéristiques du feuillage affecte l'interception de la lumière et vice-versa.

D'autre part, nous avons observé un enroulement et un gaufrage des feuilles de pommiers en cours d'été. Dans cette étude, les feuilles sont considérées comme des surfaces planes, mais il est possible de les subdiviser en triangles et digitaliser huit ou dix points par feuille et reconstruire les feuilles avec une structure 3D (Sinoquet *et al.*, 1998). Cette piste n'a pas été retenue dans ce travail. Néanmoins, l'arrivée des scanners laser 3D sur le marché permet d'envisager de décrire assez facilement et très précisément la forme 3D des feuilles. L'intégration de ces feuilles 3D dans les maquettes de plantes devrait permettre de quantifier le rôle de l'enroulement et du gaufrage des limbes sur l'interception de la lumière.

Finalement, la méthode de reconstruction du feuillage a été validée par la comparaison d'une vingtaine d'échantillons digitalisés de pousses courtes et longues respectivement, avec leurs équivalents reconstruits. Une corrélation supérieure à 0,76 est obtenue entre les pousses longues digitalisées et les pousses reconstruites pour TLA et PLA. Pour les pousses courtes, cette corrélation est de 0,75 pour TLA et 0,66 pour PLA. En revanche, les valeurs moyennes montrent des valeurs très proches entre pousses digitalisées et pousses reconstruites :

**Tableau 7.1.** Valeurs moyennes et écart-types de TLA et PLA des pousses courtes et longues digitalisées à l'échelle foliaire et de leurs équivalents reconstruits.

	Pousses courtes (<4cm)				Pousses longues (>4cm)			
Pousses	digitalisées		reconstruites		digitalisées		reconstruites	
Surfaces en cm <sup>2</sup>	TLA	PLA	TLA	PLA	TLA	PLA	TLA	PLA
Moyenne	60	43	65	45	379	254	384	245
Ecart type	43	32	33	21	187	128	175	116

L'erreur d'estimation de la surface foliaire pour les pousses courtes est de 8% alors qu'elle est de 1% pour les pousses longues.

L'écart type des pousses reconstruites est nettement plus bas, puisque le logiciel régénère des pousses plus ou moins homogènes selon les fichiers paramètres qui l'alimentent, alors qu'une plus grande variabilité existe au sein d'une population réelle de pousses. Puisque le STAR est le rapport entre PLA et TLA, les valeurs résultantes sont donc également très proches, ce qui valide cette méthodologie pour la reconstruction du feuillage et l'estimation de l'interception de la lumière. Ces résultats sont conformes à ceux obtenus par les scientifiques qui ont développé ou adopté cette méthode (Willaume *et al.*, 2004 ; Sonohat *et al.*, 2006).

#### 4. Typologie des pousses et séquences de fonctionnement sur 2 années consécutives

La typologie des pousses a été décrite en s'inspirant des classifications citées dans la littérature (Lauri et Kelner, 2001 ; Willaume *et al.*, 2004). La description typologique

nous a permis non seulement d'étudier la démographie et la séquence de fonctionnement des pousses, mais aussi les caractéristiques du feuillage et le climat lumineux des pousses.

Les pousses ont été divisées en deux grandes catégories, végétatives et fructifères. Elles ont été discriminées selon leur longueur. Les pousses végétatives courtes ont une taille inférieure à 4cm, et les pousses longues peuvent avoir 4cm et plus jusqu'à une longueur dépassant 1m. Les pousses de bourses sont également distinguées de cette sorte. Cette disparité en terme de classe de longueur entre les deux catégories ne permet pas d'obtenir statistiquement une distribution normale des individus, notamment pour les pousses longues. Une catégorisation des pousses par classe de longueur permettrait une meilleure comparaison selon le mode de conduite ou le cultivar.

La description de la nature du bois porteur permet de faire l'analyse de la séquence de fonctionnement des pousses. Cette description est réalisée uniquement en 2005 étant donné qu'en 2004, la nature du bois porteur ne varie pas en fonction du mode de conduite, puisque auparavant tous les arbres étaient conduits en *Central Leader*. La taille des pousses telle que pratiquée au Liban provoque une réitération des bourgeons latéraux. Par conséquent, pour décrire la nature du bois porteur, nous avons ajouté la catégorie des bourgeons latents dont la croissance est stimulée par la taille.

La littérature cite plusieurs paramètres d'étude de la séquence des pousses (Lauri *et al.*, 1995; 1997a). En revanche, deux autres paramètres ont été ajoutés pour étudier l'évolution des bourgeons latents latéraux sur les rameaux taillés: i) la proportion de latents en 2004 qui donnent des pousses végétatives en 2005 par rapport au nombre total de latents 2004 qui se développent en 2005 ( $\omega$ ) et ii) la proportion de pousses développées en 2005 provenant de bourgeons latents en 2004 par rapport au nombre total de pousses en 2005 ( $\lambda$ ). Ce second paramètre est intéressant car il permet de discriminer les arbres selon le mode de conduite, et éventuellement entre les cultivars (Stephan *et al.*, 2007).

La validation de ces deux paramètres nécessiterait une analyse de séquence échelonnée sur plusieurs années.

Par ailleurs, la taille des branches fruitières altère les proportions des différents types de pousses : les bourses en position terminale sont rares, alors que les bourgeons



latents dont la croissance a été stimulée sont nombreux. Ceci rend difficile l'étude de la séquence des pousses, notamment dans les cas où les bourgeons latents qui se développent peuvent exister sur du vieux bois non taillé ou encore taillé bien avant l'année précédente. Pour cela, nous proposons de prendre en considération toujours le comptage des bourses en position terminale sur les rameaux, *versus* ceux qui sont en position latérale, et d'inclure le nombre de bourgeons restés latents et les bourgeons subissant une extinction, pour mieux comprendre les effets de la taille des branches fruitières.

### 5. La distribution spatiale de la surface foliaire

La distribution spatiale de la surface foliaire reste un facteur essentiel du climat lumineux des arbres (Cohen et Fuchs, 1987; Chen *et al.*, 1994; Farque *et al.*, 2001). Celle-ci est exprimée de deux manières différentes dans notre travail.

Dans le premier article (Stephan *et al.*, 2007), elle est obtenue à partir de la distribution des feuilles selon leurs coordonnées spatiales dans un plan vertical et un plan radial. Cette approche a l'avantage de pouvoir étudier les pousses selon leur type, ou d'une façon globale dans un volume 3D, ce qui est un progrès méthodologique par rapport aux travaux qui ne traitent pas des analyses inter-arbres (Sansavini et Corelli, 1992) et par rapport aux travaux réalisés en 2D (Wünsche et Lakso, 2000).

Cette approche révèle l'évolution de la distribution spatiale des feuilles à travers le temps en décelant toute éventuelle dissociation des pousses végétatives des pousses fructifères comme affectée par le mode de conduite.

Dans un second temps (Stephan *et al.*, article soumis à *Tree Physiology*), la distribution spatiale du feuillage est illustrée par un plan 2D qui divise la couronne en voxels toriques à section carrée (0,2m de côté) et qui est symétrique par rapport à un axe vertical constitué par le tronc de l'arbre. Cette méthodologie est plus détaillée que la première, car elle permet de décrire la variation de la densité foliaire en fonction de la hauteur de l'arbre et de la distance au tronc pour chaque voxel et ainsi à l'intérieur de la couronne et permet de comparer les volumes des couronnes des différents arbres. La classification du LAD en 5 classes permet d'illustrer cette variabilité au sein de la couronne et de quantifier le nombre de voxels par classe de LAD et ainsi de mieux comparer la distribution spatiale de chaque type de pousses, selon le mode de

conduite et l'année pour chaque cultivar à part (Stephan *et al.*, soumis, Figures 2, 3 et 4).

Quoi qu'il en soit, ces deux méthodes qui permettent d'estimer la distribution spatiale du LAD sont de loin plus avantageuses que les méthodes de mesures directes de type « clipping » (Cohen et Fuchs, 1987; Palmer *et al.*, 1992) qui requièrent un travail fastidieux.

#### 6. L'estimation des différents paramètres de structure de la couronne

Le volume de la couronne des arbres est déduit en cumulant le volume des voxels contenant au moins une feuille (Phattaralerphong et Sinoquet, 2005). Grâce à la description typologique en cours de digitalisation, nous étudions le volume occupé par les pousses végétatives et les pousses fructifères chacune à part ou ensemble. Il s'est avéré que le volume total de l'arbre et plus précisément le volume des pousses végétatives est un facteur discriminant entre les cultivars. Toutefois, ce paramètre n'est pas suffisant pour classer les cultivars selon leur idéotype. De même, le volume des arbres conduits en *Centrifuge* est plus grand que celui de ceux conduits en *Central Leader*. Si les figures illustrent assez clairement cette différence, celle-ci reste statistiquement peu significative (Stephan *et al.*, 2007, Figures 2 et 3). L'exploration du volume occupé par les pousses végétatives ou fructifères pour étudier le partage au sein de l'arbre reste précaire, car les pousses végétatives et fructifères peuvent occuper un même voxel.

La variance relative du LAD ( $\xi$ ) qui est un indicateur du degré de dispersion des feuilles (Sinoquet *et al.*, 2005) est également calculée à partir des valeurs du LAD de chaque voxel et du LAD moyen de l'arbre. Ce paramètre explique le mieux les variations de structure du feuillage selon le cultivar et l'année par rapport aux autres paramètres (TLA, LAD et V) impliqués dans la description de la structure du feuillage d'un arbre isolé ou d'un couvert végétal discontinu. Toutefois, il n'existe pas à l'heure actuelle de méthode simple pour l'estimation de  $\xi$  (Sinoquet *et al.*, 2007).

Le volume de la couronne est caractéristique du cultivar puisqu'il n'est pas influencé par l'année. Il peut être déduit par la mesure de l'interception de la lumière par une série de capteurs de lumière posées sur le sol (Giuliani *et al.*, 2000), ou par une série de photos prises sous des angles différents (Phattaralerphong et Sinoquet, 2005).

VégéSTAR permet de simuler l'interception de la lumière directe ou diffuse sur des maquettes 3D. Dans notre cas où la lumière diffuse est étudiée, le logiciel calcule le STAR en estimant la surface projetée PLA à partir d'une direction  $\Omega$  donnée par rapport à la surface foliaire totale TLA. Le STAR total est obtenu en intégrant le STAR sur un ensemble de directions  $\Omega$ .

PEA est obtenue en simulant l'interception de la lumière par l'enveloppe de la couronne avec le logiciel VégéSTAR. PEA est ensuite modélisée comme étant une fonction du volume de la couronne, en s'inspirant de la relation allométrique entre la surface de l'enveloppe de la couronne et le volume d'une part et du théorème de Cauchy (cité par Lang, 1992) qui relie PEA à la surface de l'enveloppe d'une couronne supposée opaque et convexe de l'autre part. Nos résultats montrent que cette méthode d'estimation de PEA est valide non seulement pour les formes convexes, mais aussi pour des arbres de formes diverses et appartenant aux 5 modes de conduites suivis au Liban et en Suisse (Sinoquet *et al.*, 2007).

Le paramètre de dispersion du feuillage  $\mu$  a été obtenu d'une façon originale à partir de la comparaison de la porosité de la couronne réelle et de celle d'une couronne virtuelle ayant les mêmes caractéristiques (volume, surface foliaire totale, distribution des inclinaisons). Une maquette d'une telle couronne homogène a été générée pour chaque arbre, permettant de calculer sa porosité  $P_{0<HOM>}$ . Le paramètre de dispersion  $\mu$  est le plus sensible aux variations de cultivar et de l'année. Il est caractéristique du cultivar.

En résumé, nous pouvons évaluer les paramètres comme suit:

- Le volume de la couronne (V), STAR et PLA permettent de caractériser les cultivars selon la structure de leur feuillage et leur climat lumineux.
- La variance de la densité de surface foliaire ( $\xi$ ) et le degré de dispersion du feuillage ( $\mu$ ) sont les paramètres clés pour l'analyse de l'effet du cultivar et de l'année sur la structure du feuillage et le climat lumineux. Si  $\xi$  est uniquement valide pour les arbres isolés et les couverts discontinus,  $\mu$  est crucial quelque soit la structure de la couronne.
- L'indice foliaire (LAI, défini comme le rapport entre TLA et PEA) est le paramètre qui permet le mieux l'analyse de la variation de la structure du

feuillage en fonction de l'année. Cette expression du LAI permet une convergence entre notre équation simplifiée pour le STAR d'un arbre isolé et celle d'un couvert homogène. Cette convergence justifie et valide notre expression de LAI pour les arbres isolés (Sinoquet *et al.*, 2007).

Tous ces paramètres sont pertinents pour l'analyse de la structure de la couronne et du climat lumineux à l'échelle de l'arbre et pour évaluer la variation entre les cultivars et entre les années. Bien que le mode de conduite affecte ces paramètres, notamment STAR et PLA (Willaume *et al.*, 2004 ; Sonohat *et al.*, 2006) et  $\mu$  (De Castro et Fetcher, 1999), nos résultats du second et du troisième article montrent que cet effet est masqué par l'effet du cultivar et le faible nombre d'individus à l'échelle de l'arbre.

Pour l'analyse au niveau des types de pousses, seuls les paramètres TLA, PLA et STAR restent valides. En particulier, la surface foliaire des pousses fructifères interceptant la lumière est considérée comme cruciale pour une meilleure production fruitière des arbres (Wünsche *et al.*, 2000).

VégéSTAR permet l'indexation des pousses par des fausses couleurs et ainsi d'étudier le partage de l'interception lumineuse à l'échelle intra-plante (Sinoquet *et al.*, 1998). Ce moyen constitue un atout majeur par rapport aux méthodes de mesure directe (Tustin *et al.*, 1988; Wünsche *et al.*, 1995), de partage de l'ombre et de la lumière sur le sol (Giuliani *et al.*, 2000), de photographie (Lakso, 1980; Wünsche *et al.*, 1995). La méthodologie de lancer de rayons laser qui permet la discrimination entre les pousses fructifères et végétatives (Wünsche *et al.*, 1997; Wünsche et Lakso, 2000) est équivalente à la méthode proposée dans ce travail, mais avec une résolution et une précision beaucoup plus faible. Cette discrimination entre pousses fructifères et végétatives révèle l'impact du mode de conduite sur le partage de la surface foliaire et de la lumière entre ces deux composantes. Ces résultats sont conformes à ceux obtenus par Wünsche *et al.* (2000).

Étant donné que le STAR est un rapport, et que le STAR au niveau d'une pousse fructifère est équivalent au STAR moyen des pousses fructifères, l'analyse du climat lumineux à l'échelle de chaque pousse fructifère est possible, avec un grand nombre de pousses permettant d'établir des différences significatives entre traitements. De ce fait, l'étude de la distribution des pousses par classes de STAR permet de constater la variation de l'interception de la lumière en fonction du cultivar, de la saison et du

système de conduite. Ces informations provenant des simulations de la lumière par VégéSTAR sont presque impossibles à obtenir dans le monde réel par les méthodes de mesure directes, vu le grand nombre de pousses par arbre. Cette analyse intra-arbre a permis de déceler l'effet du mode de conduite sur l'interception de la lumière par les pousses végétatives et fructifères de chaque cultivar. Le système de *Conduite Centrifuge* assure une meilleure interception de la lumière que le *Central Leader*.

### *Principaux résultats*

Le premier article (Stephan *et al.*, 2007) établit les effets respectifs du cultivar et du mode de conduite sur la démographie des pousses et la distribution spatiale de la surface foliaire chez le pommier.

Nous constatons que la variabilité de la réponse des arbres à la conduite dépend partiellement de la croissance et de la fructification propre à chaque cultivar.

En effet, la démographie des pousses ne présente pas de différences significatives entre les cultivars, ou entre les modes de conduite. Seules les pousses végétatives longues (LVS) semblent être affectées par le cultivar : Scarletspur présente un nombre de LVS nettement inférieur à celui des deux autres cultivars (Stephan *et al.*, 2007, Tableau 1).

La séquence des pousses est affectée par le cultivar, comme le confirment divers auteurs : le taux de retour à fruit ( $\beta$ ) par exemple, augmente des cultivars de type II comme Scarletspur Delicious vers ceux de type IV tel Granny Smith (Looney et Lane, 1984 ; Lespinasse, 1992 ; Lespinasse et Delort, 1993 ; Lauri *et al.*, 1997a). De même, une disjonction entre les pousses végétatives et fructifères est observée chez les cultivars de type II, avec les pousses fructifères à l'intérieur de l'arbre sur des rameaux de faible vigueur (Lauri et Laurens, 2005 ; Costes *et al.*, 2006). Une tendance similaire est observée sur Golden Delicious, cultivar de type III (Stephan *et al.*, 2007, Tableau 3 et Figures 2 et 3).

De plus, le nombre de pousses de bourse par bourse s'est avéré comme un nouveau critère de discrimination entre les cultivars : Scarletspur Delicious a une proportion élevée de bourses ayant plus d'une pousse de bourse. Cette tendance s'atténue chez Granny Smith et encore plus chez Golden Delicious (Stephan *et al.*, 2007, Tableau 2).

Stephan *et al.*, 2007 montrent aussi que le volume de la couronne varie significativement selon le cultivar (Tableau 7). Scarletspur Delicious (type II) est de volume réduit, par rapport aux deux autres cultivars. La discrimination entre les cultivars de type III (Golden Delicious) et ceux de type IV (Granny Smith) est révélée par le volume occupé par les pousses végétatives (VS) : Golden Delicious présente un nombre plus élevé de VS par rapport à Granny Smith.

L'influence de la taille sur la croissance des arbres est illustrée, sur un même arbre, par la différence de longueur des pousses qui se développent à partir de bourgeons latents sous les plaies de taille (phénomène architectural de réitération traumatique ; R-LVS) par rapport aux pousses qui se développent en position terminale sur des rameaux de l'année précédente (T-LVS). Les R-LVS sont 16% plus longues que les T-LVS. Par ailleurs, les T-LVS sur les arbres conduits en *Central Leader* sont plus vigoureuses (16 à 26% plus longues, selon les cultivars) que celles des arbres en *Conduite Centrifuge* (Stephan *et al.*, 2007, Tableaux 5 et 6). Ces réitérations causées par la taille et son effet sur la croissance des pousses végétatives sont largement décrites par la littérature (Elfving et Foreshey, 1976; Hallé *et al.*, 1978; Fisher et Hibbs, 1982; Forshey et Elfving, 1989). Néanmoins nos résultats nous permettent de proposer un nouveau paramètre de séquence qui caractérise les arbres sujets à une taille fréquente : la proportion de pousses qui se développent à partir de latents ( $\lambda$ ) est nettement plus élevée sur les arbres conduits en *Central Leader* que ceux en *Conduite Centrifuge* (Stephan *et al.*, 2007, Tableau 4).

L'analyse de la distribution spatiale de la surface foliaire selon un profil vertical et un profil radial montre que l'effet du mode de conduite varie selon les cultivars. Ainsi, le système de conduite n'a pratiquement aucun effet significatif sur le cultivar de type II, un effet intermédiaire chez le cultivar de type III, et un effet remarquable sur le cultivar de type IV : pour ce dernier type les arbres en *Conduite Centrifuge* présentent un volume de couronne plus grand, une plus grande extension radiale, avec les pousses fructifères à la périphérie, à l'origine du port retombant (Lepinasse, 1977; Forshey *et al.*, 1992).. A l'opposé, les arbres en *Central Leader* sont de moindre volume avec les pousses végétatives à la périphérie de la couronne (Stephan *et al.*, 2007, Figures 2 et 3).

Une des conclusions importante de notre article est donc que le système de conduite a des effets variables en fonction du port et du mode de fructification de chaque

cultivar, confirmant des considérations plus générales et qualitatives (Lauri et Laurens, 2005).

Dans le but de mieux comprendre quels sont les variables majeures qui affectent le climat lumineux des arbres, notre second article (Sinoquet *et al.*, 2007) propose des équations simples pour estimer l'interception de la lumière chez des arbres isolés à partir des paramètres de structure de la couronne. Ces équations sont validées à partir des bases de données de digitalisation de 36 pommiers: nos 18 arbres libanais, tels décrits précédemment, ainsi que 18 Golden Delicious localisés en Suisse dans le Valais, élevés selon 3 systèmes de conduite distincts, et digitalisés de la même façon que nos arbres du Liban.

D'une part, les résultats montrent que:

$$PEA = a * V^{2/3}$$

Cette relation est valide pour tous les cultivars, et pour des arbres de formes différentes (soit les 4 cultivars et les 5 systèmes de conduites utilisés respectivement au Liban et en Suisse; Sinoquet *et al.*, 2007, Figures 1 et 4).

D'autre part, nous avons établi une relation linéaire entre le paramètre de dispersion du feuillage  $\mu$  et la variance du LAD relative (Sinoquet *et al.*, 2007, Figure 7). C'est la première fois que ce type de relation est démontré d'un point de vue expérimental, même si l'expérimentation était virtuelle. Elle confirme l'étude théorique de Sinoquet *et al.* (2005) basée sur une voxelisation multi-échelle de la couronne.

Enfin, nous avons proposé une définition du LAI d'un arbre isolé :

$$LAI = TLA/PEA = TLA / a * V^{2/3}$$

Cette variable synthétique permet d'une part, d'indiquer quelle est la surface de sol occupée par un arbre isolé. Ceci reste à confirmer avec des expérimentations virtuelles à l'échelle du verger, où l'effet de la densité des arbres sera étudié. D'autre part, le LAI apparaît comme une variable synthétique (i.e. une combinaison des variables de base TLA et V) déterminante de l'interception de la lumière par un arbre isolé.

De plus, les résultats montrent que les arbres libanais présentent un degré de dispersion du feuillage plus élevé que les arbres suisses. L'analyse de l'interception de la lumière montre que les Golden suisses ont une meilleure efficacité et une

meilleure interception de la lumière, alors que les Scarletspur Delicious du Liban ont une efficacité et une interception minimales. Ces derniers présentent une variance du LAD maximale ce qui induit une forte influence sur les valeurs de STAR.

Enfin, le troisième article (Stephan *et al.*, soumis à Tree Physiology) expose les résultats de l'analyse des paramètres de structure du feuillage de la couronne, ainsi que le climat lumineux, au niveau des arbres, des types de pousses et des pousses individuelles des mêmes arbres. Les conclusions tirées de cette expérimentation constituent une suite logique des articles précédents.

Le volume de la couronne et la TLA qui découlent principalement de l'idéotype affectent les paramètres de structure qui en dépendent : PEA, LAD et  $\xi$ . En effet, dans le premier article (Stephan *et al.*, 2007) nous avons montré que le profil radial montre une nette différence entre les cultivars. De même l'analyse de la démographie des pousses montre une différence significative en nombre de pousses longues (LBS et LVS) entre les cultivars de type III et IV et le cultivar de type II d'une autre part. Ainsi, Scarletspur possède un volume et une TLA réduits par rapport aux deux autres cultivars (Stephan *et al.*, soumis à Tree Physiology, Tableau 1). Ceci est conforme aux traits généraux des cultivars de type II tel définis par Lespinasse et Delort (1986). Or, PEA et LAD dépendent directement de TLA et V, ce qui induit des valeurs maximales du LAD et de  $\xi$ . Ces résultats restent conformes avec ceux du second article (Sinoquet *et al.*, 2007). Le LAI tel que défini dans le second article, est fonction de TLA et V. Comme ces deux paramètres sont corrélés en terme de variation en fonction du cultivar, le LAI présente des faibles variations entre les cultivars. Par contre  $\mu$  obtenu par les équations d'inversions indique un plus fort regroupement du feuillage chez Scarletspur par rapport à Golden Delicious et Granny Smith.

L'analyse des paramètres de l'interception de la lumière montre que l'efficacité d'interception du feuillage (PLA) et le STAR diminuent en passant de Granny Smith à Scarletspur. En effet les arbres de type IV présentent un port retombant et des branches qui s'affaissent par le poids des fruits en position terminale sur les rameaux et qui illustre un dénuement du feuillage sur les parties basales (Lespinasse et Delort, 1986; Lespinasse et Delort, 1993) assurant une meilleure pénétration de la lumière au centre de l'arbre. La faible agrégation du feuillage observée sur ce cultivar augmente



l'efficacité de l'interception de la lumière par les feuilles, par rapport à Scarletspur et Golden Delicious (Sinoquet *et al.*, 2007).

L'analyse de la variation des paramètres de structure du feuillage de la couronne et du climat lumineux montre une augmentation de la surface foliaire et du LAD d'une année à une autre. Inversement le STAR diminue significativement, mais l'efficacité de l'interception de la lumière (PLA) se maintient, même si la différence entre les deux années n'est pas significative. Ces résultats sont conformes avec ceux cités par plusieurs auteurs et peuvent être expliqués par l'adaptation des feuilles au changement de la structure du feuillage de la couronne et de l'interception de la lumière au cours du temps (Walcroft *et al.*, 2002; Niinemets *et al.*, 2005).

Le faible effectif des arbres ne permet pas de montrer une différence significative entre les deux systèmes de conduite. Cependant, les arbres conduits en *Centrifuge* présentent un volume et une surface foliaire plus élevés, alors que le LAD reste inférieure par rapport aux arbres conduits en *Central Leader*. Le degré de dispersion du feuillage  $\mu$  semble ne pas varier avec le mode de conduite, alors que d'autres chercheurs indiquent une influence de la taille sur la dispersion du feuillage (De Castro et Fetcher, 1998). Les paramètres du climat lumineux montrent également une légère supériorité des arbres en *conduite Centrifuge* par rapport aux arbres en *Central Leader*. L'analyse du LAD par tore de section carrée sur des voxels de dimension convenable (0,2m de côté) au niveau de l'arbre entier ou à l'échelle des pousses fructifères et végétatives (Stephan *et al.*, soumis, figures 2, 3, et 4) illustre un effet du mode de conduite qui varie en fonction des cultivars. En comparaison avec la *Conduite Centrifuge*, les arbres en *Central Leader* de Granny Smith présentent un LAD plus élevé à tous les niveaux (arbre, pousses fructifères et végétatives). Ceci est principalement causé par la restriction du volume de la couronne et les réitérations qu'impose la taille des rameaux et qui freinent le développement naturel de l'arbre en port retombant (Stephan *et al.*, 2007). Cette différence du LAD est moins nette chez Golden Delicious et Scarletspur. Toutefois ce dernier cultivar exhibe un LAD plus fort chez les arbres en *Central Leader* au niveau de l'arbre, alors que cette différence est peu visible au niveau des pousses. Ceci pourrait être en partie dû au faible nombre de voxels à comparer puisque l'arbre est de volume limité. Le faible effet du système de conduite sur le LAD au niveau des pousses peut être lié au fait que l'effet du cultivar reste le facteur principal dans la distribution du feuillage chez les cultivars de

type II et III. En effet, les pousses fructifères et végétatives illustrent une certaine disjonction spatiale, puisque les pousses fructifères sont situées au centre de l'arbre alors que les pousses végétatives sont à la périphérie (Lauri et Laurens, 2005). Par ailleurs le faible effectif ne permet pas de montrer une différence significative au niveau des types de pousses.

L'étude de la distribution des pousses fructifères selon les classes de STAR (Stephan *et al.*, soumis à Tree Physiology, Figure 5) illustre un effet positif du système de *Conduite Centrifuge* qui favorise un meilleur ensoleillement des pousses fructifères et garantit ainsi une meilleure productivité des arbres (Wünsche *et al.*, 1996; Wünsche et Lakso, 2000). Cet effet est observé sur tous les cultivars, avec un moindre degré sur Golden Delicious.

### *Conclusions et perspectives*

Chez le pommier, le cultivar est le facteur primordial qui affecte les caractéristiques de la structure du feuillage, le microclimat lumineux, ainsi que la démographie des pousses selon leur longueur et leur type (fructifère, végétatif) et leur dynamique de croissance. Outre les critères de discrimination entre les cultivars par la séquence de fonctionnement des pousses (retour à fruit, tendance à fleurir, extinction des bourgeons...) proposés par la littérature (Singh, 1948 ; Lauri *et al.*, 1997a ; Du Plooy *et al.*, 2002), nous avons introduit deux nouveaux critères:

- i. Le nombre de pousses de bourse par bourse, ou plus précisément, la proportion de bourses ayant plus d'une pousse de bourse par bourse.
- ii. Le volume de l'arbre et plus précisément le volume occupé par les pousses végétatives longues.

L'élaboration d'un modèle simplifié pour étudier l'interception de la lumière par les arbres isolés nous a montré aussi que certains paramètres de structure du feuillage de la couronne et du climat lumineux sont également influencés par le cultivar. Le LAD diminue en passant des cultivars compacts du type II (Scarletspur Delicious) vers les cultivars de type III et IV (Golden Delicious et Granny Smith respectivement). Contrairement,  $\xi$  et  $\mu$  indiquent une dispersion plus faible en passant des cultivars de type III et IV vers les cultivars de type II, ce qui est corrélé avec une diminution de l'efficacité de l'interception de la lumière (PLA). D'autres paramètres tel que le STAR, le LAI et la porosité ne montrent pas cette différenciation entre les cultivars. Ainsi les modèles d'interception de la lumière doivent tenir compte de l'effet du cultivar sur le climat lumineux de la couronne en intégrant dans leurs équations les paramètres qui permettent de mieux caractériser toute variabilité de la structure des feuilles de la couronne et du climat lumineux selon les deux équations proposées dans le second article.

La validation du modèle simplifié sur des arbres appartenants à différents cultivars et conduits selon différents systèmes au Liban et en Suisse, nous a permis de constater que, pour un cultivar donné, l'efficacité de l'interception de la lumière n'est pas la même. Ainsi, les Golden Delicious en Suisse présentent une structure du feuillage plus favorable à l'ensoleillement par rapport à ceux étudiés au Liban. Sachant que les

systèmes de conduites des arbres suisses sont différents de ceux utilisés au Liban, une extension de cette piste de recherche pourrait éventuellement élucider cette divergence pour voir quel est le facteur essentiel qui affecte la structure du feuillage et le climat lumineux: le climat (rayonnement direct et diffus) ou le mode de conduite.

L'étude de la démographie et la séquence des pousses ne montrent pas un effet significatif du système de conduite, et les légères différences en terme de nombre de bourses, et de retour à fruit ( $\beta$ ) et de tendance à fleurir ( $\phi$ ) restent toujours en faveur des arbres conduits en *Central Leader*. Cependant, en menant l'analyse de la démographie et la séquence des pousses réitérées à partir de bourgeons latents sur le bois sujet aux tailles, l'effet du mode de conduite devient significatif. La taille induit une forte réitération de pousses végétatives longues (R-LVS). Ceci nous a amené ensuite à proposer un nouveau critère pour l'analyse de la séquence des pousses : la proportion des LVS provenant de bourgeons latents par rapport au nombre total des LVS. Ce rapport dénommé ( $\lambda$ ) montre que les arbres conduits en *Central Leader* présentent un  $\lambda$  plus élevé par rapport aux arbres en *Conduite Centrifuge*. Ce dernier système de conduite favorise un développement libre des branches et n'induit pas une forte réitération à partir des bourgeons latents. De plus, la tendance à fleurir sur les LVS est nettement supérieure chez les arbres en *Conduite Centrifuge* qui favorise le développement des bourses en position terminale.

En suivant cette même approche dans l'analyse de la croissance et ensuite dans l'analyse de la surface foliaire des pousses et le climat lumineux, nous remarquons que les R-LVS qui caractérisent les arbres conduits en *Central Leader* ont une longueur de pousse, une surface foliaire et un STAR supérieurs aux pousses végétatives longues issues de pousses en croissance l'année précédente (T-LVS) qui se trouvent au sein du même arbre. Les T-LVS des arbres conduits en *Central Leader* se positionnent de la même manière par rapport aux T-LVS des arbres en *Conduite Centrifuge*. On peut donc conclure que les pratiques de taille appliquées normalement sur les LVS qui se situent à la périphérie des arbres conduits en *Central Leader* induisent la réitération des R-LVS dans cette zone de la couronne. Ces derniers sont favorisés en terme de croissance et d'interception de la lumière. En plus, ils constituent un frein à la pénétration de la lumière vers le centre de l'arbre où se trouvent les points de fructification. Ce résultat explique probablement les effets

négatifs sur la qualité des fruits des tailles dites de raccourcissement (Tustin *et al.*, 1988; Sansavini et Corelli, 1992; Wünsche *et al.*, 2000).

Par ailleurs, la réaction des arbres au mode de conduite reste toujours guidée par le cultivar, et plus précisément par le type de fructification. Granny Smith présente une forte tendance à fleurir, notamment en position terminale, et manifeste un taux de retour à fruit élevé, alors que Golden Delicious et Scarletspur mettront plus de temps avant d'avoir cette autonomie des pousses fructifères. C'est ainsi que les effets de la taille se ressentent principalement sur le cultivar de type IV, alors que les différences sont peu perceptibles sur le cultivar de type spur. Une poursuite de ce travail pourrait donc avoir pour objet l'analyse de séquences de fonctionnement des pousses sur plusieurs années consécutives et non sur deux années seulement. L'intérêt d'une poursuite de ce travail est renforcé par nos résultats qui montrent une variation significative entre deux années consécutives des paramètres de structure du feuillage et du climat lumineux.

Une autre option serait d'augmenter le nombre d'arbres à inclure dans cette étude. En effet l'absence de résultats statistiques significatifs dans un certain nombre de cas est probablement liée au faible nombre d'arbres. Néanmoins, cette augmentation des effectifs n'est pas possible à l'heure actuelle puisqu'elle est limitée par la capacité de digitalisation.

Cette méthodologie telle que décrite et évaluée par la littérature (Sinoquet et Rivet, 1997; Sinoquet *et al.*, 1998) ne permet pas de réaliser plus de 4000 points (soit un arbre de taille moyenne) par jour. Elle requiert un travail fastidieux qui demande une main d'oeuvre et une source électrique continuellement disponibles, ce qui n'est pas toujours le cas.

La digitalisation à l'échelle foliaire requiert le plus de travail et d'attention. La simplification de cette tâche et l'optimisation des échantillonnages sont pertinentes. La réduction de l'effet du vent peut se faire en prélevant des échantillons et en les analysant dans un endroit clos. La digitalisation des pousses courtes (comme les bourses et les pousses végétatives inférieures à 4cm) qui étalent généralement les feuilles en forme de rosettes selon un nombre de feuille presque constant peut être remplacée par des données moyennes. Par ailleurs, l'échantillonnage qui est réalisé au hasard devrait être effectué selon un profil vertical et radial dans la couronne. Ceci a

pour intérêt de mettre en évidence les éventuelles différences dans les relations allométriques (nombre de feuilles par pousse, surface foliaire et orientation spatiale des feuilles individuelles...) au niveau des pousses en fonction de leur position dans la couronne (Niinemets *et al.*, 2004; Delagrange *et al.*, 2006).

La digitalisation de l'arbre au niveau des pousses annuelles reste irremplaçable, à moins que des relations allométriques plus globales (ex. : relation entre le diamètre basal de la branche et la longueur de pousses longues et la surface foliaire portées par cette branche) permettent de déduire la structure 3D de l'arbre en ne digitalisant qu'une partie de l'arbre. Par exemple dans notre étude nous avons remarqué que les paramètres de structure de la surface foliaire et le climat lumineux de l'arbre sont principalement influencés par les pousses longues. On pourrait donc envisager, si l'objectif est uniquement l'analyse du micro-climat lumineux, de ne digitaliser que les pousses longues. Toutefois la mise en évidence du rôle de la « spur canopy » dans la production (Wünsche et Lakso, 2000) indique clairement qu'une approche agronomique doit impérativement intégrer les différentes composantes de l'architecture de l'arbre.

La digitalisation reste l'outil le plus efficace et le plus performant pour réaliser des expérimentations virtuelles pour étudier les caractéristiques de la structure du feuillage et le climat lumineux au sein des couronnes (Room *et al.*, 1996).

La simulation de l'interception de la lumière par le logiciel VégéSTAR (Adam *et al.*, 2002) reste la plus performante par rapport aux autres outils d'analyse de l'interception de la lumière comme le lancer de rayons laser (Wünsche *et al.*, 1997). VégéSTAR permet non seulement de discriminer les pousses en fonction de leur type et de leur longueur mais il permet également de les discriminer en fonction de leur STAR. Ce dernier paramètre permet alors des analyses aux niveaux arbre entier, type de pousse et pousse individuelle (Sonohat *et al.*, 2006).

Dans le cas où on veut étudier un nombre limité de paramètres de structure du feuillage (V, TLA et  $\zeta$  par exemple) sans chercher à comparer les différents types de pousses, la digitalisation peut être remplacée par la photographie et l'analyse de V s'effectue par Tree Analyser (Phattaralerphong et Sinoquet, 2005). Cet outil pourrait éventuellement servir pour estimer LAD et  $\xi$  si une dimension appropriée de voxels est utilisée (Phattaralerphong *et al.*, 2006; Sinoquet *et al.*, 2007).

Scarletspur présente la moindre efficacité en terme d'interception de la lumière, alors qu'il manifeste une variance maximale de LAD. Le faible volume de l'arbre ne permet pas de déceler les différences entre systèmes de conduites. Il serait donc intéressant de comparer les paramètres de structure du feuillage (en particulier V, LAD et  $\xi$ ) estimés par les méthodes d'inversion avec VégéSTAR et Tree Analyser. Ceci permettrait de valider l'estimation de ces variables par Tree Analyser et de démontrer une éventuelle différence selon le mode de conduite.

Le Liban se caractérise par un climat contrasté selon les régions. Ainsi si la Bekaa jouit d'un climat sec et ensoleillé en cours de saison végétative, les autres zones de production du pommier en montagne sont sujettes à des brouillards fréquents en cours de cette période. Ainsi, la comparaison entre l'effet d'un rayonnement direct par rapport à un rayonnement diffus est intéressante, d'autant plus que nous avons remarqué des coups de soleil sur les fruits sujets à un rayonnement direct.

Les vastes possibilités qu'offrent les expérimentations virtuelles par VégéSTAR nous ouvrent plusieurs pistes de recherches :

- La simulation de l'interception du rayonnement direct en comparaison avec les résultats obtenus en lumière diffuse pour étudier les éventuelles variations du climat lumineux, en fonction du cultivar et du mode de conduite.
- L'étude de la relation entre lumière diffuse et lumière directe et la qualité des fruits (en terme de calibre, coloration, teneur en sucres et fermeté). La possibilité de mesure de l'interception de la lumière au niveau des fruits individuels permet aussi de voir si la qualité des fruits dépend uniquement du climat lumineux à l'échelle de la bourse et du feuillage associé, ou bien du climat lumineux de la couronne entière.
- L'effet du verger peut être pris en considération par VégéSTAR ce qui permet d'étudier le climat lumineux à l'échelle des arbres tel qu'affecté par les distances de plantations et l'effet d'un éventuel ombrage mutuel des arbres entre eux.

Ces recherches fondées sur des expérimentations virtuelles permettraient de définir les distances de plantations optimales pour un porte-greffe donné, et les modes de conduites appropriés pour chaque cultivar et chaque région, dans le but d'améliorer le rendement et la qualité de la production de pommes au Liban et ailleurs.

## *Liste bibliographique*

1. **Abbott D.L. et Adams J. 1978.** Physiology of the apple tree. *Long Ashton Research Reports 1977*: 25-27
2. **Abbott D.L. et Adams J. 1980.** Physiology of the apple tree. *Long Ashton Research Reports 1978*: 35-37
3. **Abbott D.L. et Adams J. 1982.** Physiology of the apple tree. *Long Ashton Research Reports 1980*: 28-31
4. **Abbott D.L. 1984.** The apple tree: physiology and management. *Grower Books, London.*
5. **Adam B. 1999.** POL95 - Software to drive a Polhemus Fastrak 3 SPACE 3D digitizer. Version 1.0. *UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.*
6. **Adam B., Donès N. et Sinoquet. H. 2002.** VegeSTAR - software to compute light interception and canopy photosynthesis from images of 3D digitised plants. Version 3.0. *UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.*
7. **Allen M.T., Prusinkiewicz P. et DeJong T.M. 2005.** Using L-systems for modeling source sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. *New Phytologist* **166**: 869-880
8. **Andrieu B. et Baret F. 1993.** Indirect methods of estimating crop structure from optical measurements. *In: Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 285-322
9. **Annandale J. G., Jovanovic N.Z., Campbell G.S., Du Sautoy N. et Lobit P. 2004.** Two-dimensional solar radiation interception model for hedgerow fruit trees. *Agricultural and Forest Meteorology* **121**: 207-225
10. **Ariès F., Prévot L. et Monestiez P. 1993.** Geometrical canopy modelling in radiation simulation studies. *In: Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 159-174
11. **Awad M.A, 2001.** The apple skin: colourful healthiness – Developmental and environmental regulation of flavonoids and chlorogenic acid in apples. *Dissertation, University of Wageningen.*



12. **Barden J.A. et Marini R.P. 1998.** Growth and cropping of young apple trees as affected by heading and support of the central leader. *HortScience* **33**: 39-41
13. **Barritt B.H. 1992.** Intensive orchard management. Yakima, WA: *Good Fruit Grower*. 211 pages.
14. **Barritt B.H. et Rom C.R. 1987.** Renovating mature apple trees – Fruit quality through stronger spurs and better light distribution. *Compact Fruit Tree* **20**: 70-75
15. **Barritt B.H., Rom C.R., Guelich K.R., Drake S.R. et Dilley M.A. 1987.** Canopy position and light effects on spur leaf and fruit characteristics of “Delicious” apple. *HortScience* **22**: 402-405
16. **Barritt B.H., Rom C.R., Konishi B.J. et Dilley M.A. 1991.** Light level influences spur quality and canopy development and light interception influence fruit production in apple. *HortScience* **26**: 993-999
17. **Bassi D., Corelli-Grappadelli L., Rombola A.D. et Tagliavini M. 1998.** Tree structure and orchard management influence yield and fruit quality. *11<sup>ème</sup> colloque INRA-CTIFL sur les Recherches fruitières. Architecture et modélisation en arboriculture fruitière, Montpellier, 5-6 mars 1998.*
18. **Bernhard R. 1961.** Mise à fruit et alternance chez les arbres fruitiers. *91<sup>ème</sup> Congrès Pomologique de France. INRA, Paris, octobre 1960*, 91-112.
19. **Bonhomme R. 1993.** The solar radiation: characterization and distribution in the canopy In: *Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 17-28
20. **Bonhomme R. et Chartier P. 1972.** The interpretation and automatic measurement of hemispherical photographs to obtain sunlit foliage area and gap frequency. *Israel Journal for Agriculture Research* **22**: 53-61
21. **Bonhomme R. et Varlet-Grancher C. 1977.** Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant I. Etablissement des lois et vérifications expérimentales. *Annales Agronomiques*. **28**: 567–582
22. **Boudon F. 2004.** Représentation géométrique multi-échelles de l’architecture des plantes. PhD Thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France: 176p
23. **Buban T. et Faust M. 1982.** Flower bud induction in apple trees: internal control and differentiation. *Horticultural Reviews* **4**: 174-203

24. **Carter G. et Smith W. 1985.** Influence of Shoot Structure on Light Interception and Photosynthesis in Conifers. *Plant Physiology* **79**: 1038-1043
25. **Casella E. et Sinoquet H. 2003.** A method for describing the canopy architecture of coppice poplar with allometric relationships. *Tree Physiology* **23**: 1153-1170
26. **Casella E. et Sinoquet H. 2007.** Botanical determinants of foliage clumping and light interception in two-year old short rotation coppice poplar canopies: assessment from 3D plant mock-ups. *Annals of Forest Science* **64**: 395-404
27. **Cauchy A. 1832.** Mémoire sur la rectification des courbes et la quadrature des surfaces courbes. In : *Oeuvres complètes d'A. Cauchy*. Paris : Gauthier-Villars, Serie I, tome II, 167-177
28. **Cescatti A. 1997.** Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms. *Ecological Modelling* **101**: 263-274
29. **Charles-Edwards D.A. et Thorpe M.R. 1976.** Interception of diffuse and direct-beam radiation by a hedgerow apple orchard. *Annals of Botany* **40**: 603–613
30. **Chartier M., Allirand J.M. et Varlet-Grancher C. 1993.** Canopy radiation balance: its components and their measurement. In: *Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 29-43
31. **Chelle M. et Andrieu B. 1998.** The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological modelling* **111**: 75-91
32. **Chen K., Hu G.Q. et Lenz F. 1997.** Biomass partitioning in apple trees as affected by training, shading and fruiting. *Gartenbauwissenschaft* **62**: 162-168
33. **Chen S.G., Shao B.Y., Impens I. et Ceulemans R. 1994.** Effects of plant canopy structure on light interception and photosynthesis. *Journal of Quantum Spectroscopy Radiation Transfer* **52**: 115-123
34. **Cluzeau C., Dupouey J.L. et Courbaud B. 1995.** Polyedral representation of crown shape. A geometric tool for growth modelling. *Annales des Sciences Forestières* **52**: 297-306

35. **Cohen S. et Fuchs M. 1987.** The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a Shamouti orange hedgerow orchard. I. leaf area and radiation. *Agricultural and Forest Meteorology* **40**: 123-144
36. **Cohen S., Mosoni P. et Meron M. 1995.** Canopy clumpiness and radiation penetration in a young hedgerow apple orchard. *Agricultural and Forest Meteorology* **76**: 185-200
37. **Corelli Grappadelli L., Lakso A.N. et Flore J.A. 1994.** Early season patterns of carbohydrate partitioning in exposed and shaded apple branches. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **119**: 596-603
38. **Costes E. et Lauri P.É. 1995.** Processus de croissance en relation avec la ramification sylleptique et la floraison chez le pommier. *Architecture des arbres fruitiers et forestiers Montpellier, 23-25 novembre 1993. INRA, Paris* (Les Colloques, n° 74).
39. **Costes E., Lauri P.É. et Lespinasse J.M. 1995.** Modélisation de la croissance et de la ramification chez quelques cultivars de pommier. *Architecture des arbres fruitiers et forestiers Montpellier, 23-25 novembre 1993. INRA, Paris* (Les Colloques, n° 74).
40. **Costes E., Lauri P.É. et Regnard J.L. 2006.** Analyzing fruit tree architecture: Implications for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews* **32**: 1-61
41. **Costes E., Sinoquet H., Kelner J.J. et Godin C. 2003.** Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* **91**: 91–104
42. **Dauzat J. 1993.** Simulated plants and radiative transfer simulation. *In: Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 271-278
43. **De Castro F. et Fetcher N. 1998.** Three dimensional model for the interception of light by a canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* **90**: 215-233

44. **De Castro F. et Fetcher N. 1999.** The effect of leaf clustering in the interception of light in vegetal canopies: theoretical considerations. *Ecological Modelling* **116**: 125–134
45. **De Lagrange S., Montpied P., Dreyer E., Messier C. et Sinoquet H. 2006.** Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade-tolerant and -intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist* **172**: 293–304
46. **De Wit I., Cook N.C., Keulemans J. 2004.** Characterization of tree architecture in two-year-old apple seedling populations of different progenies with a common columnar gene parent. *Acta Horticulturae* **663**: 363–368
47. **Den Dulk J.A. 1989.** The interpretation of remote sensing, a feasibility study. *PhD Thesis, Wageningen.*
48. **Dennis F.G. 1979.** Factors affecting yield in apple, with emphasis on “Delicious”. *Horticultural Reviews* **1**: 395-422
49. **Doud D.S. et Ferree D.C. 1980.** Influence of altered light levels on growth and fruiting of mature ‘Delicious’ apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **105**: 325-328
50. **Duursma R.A. et Makela A. 2007.** Summary models for light interception and light-use efficiency for non-homogeneous canopies. *Tree Physiology* **27**: 859-870
51. **Elfving D.C. 1990.** Growth and productivity of ‘Empire’ apple trees following a single heading-back pruning treatment. *HortScience* **25**: 908–910
52. **Elfving D.C. et Forshey C.G. 1976.** Growth and fruiting responses of vigorous apple branches to pruning and branch orientation treatments. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **101**: 290-293
53. **Elfving D.C., Schechter I., Cline R.Q. et Pierce W.F. 1990.** Palmette-Leader and Central-Leader tree forms compared for light distribution, productivity and fruit quality of McIntosh apple trees. *HortScience* **25**: 1386-1388

54. **Farque L., Sinoquet H. et Colin F. 2001.** Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. *Tree Physiology* **21**: 1257-1267
55. **Ferree D.C., Clayton-Greene K. et Bishop B. 1992.** Influence of orchard management system on canopy light distribution and net photosynthesis of apple trees. *Journal of Horticultural Science* **68**: 377-392
56. **Ferree D.C. et Forshey C.G. 1988.** Influence of pruning and urea sprays on growth and fruiting of spur-bound “Delicious” apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **113**: 699-703
57. **Ferree D.C. et Palmer J.W. 1982.** Effect of spur defoliation and ringing during bloom on fruiting, fruit mineral level, and net photosynthesis of ‘Golden Delicious’ apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **107**: 1182–1186
58. **Fisher J.B. et Hibbs D.E. 1982.** Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Auberville’s model. *Canadian Journal of Botany* **69**: 690-702
59. **Fleck S., Niinemets U., Cescatti A. et Tenhunen J.D. 2003.** Three-dimensional lamina architecture alters light harvesting efficiency in *Fagus*: a leaf-scale analysis. *Tree Physiology* **23**: 577-589
60. **Forshey C.G. et Elfving D.C. 1989.** The relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Horticultural Reviews* **11**: 229-287
61. **Forshey C.G., Elfving D.C. et Stebbins R.L. 1992.** Training and pruning of apple and pear trees. *American Society for Horticultural Science Alexandria, VA.*
62. **Fuchs M., Stanhill G. et Morshet S. 1976.** Effects of increasing foliage and soil reflectivity on the solar radiation balance of wide-row grain sorghum. *Agronomy Journal* **68**: 865-871
63. **Gastellu-Etchegorry J.P., Martin E. et Gascon F. 2004.** Dart: a 3D model for simulating satellite images and studying surface radiation budget. *International Journal of Remote Sensing* **25**: 73-96

64. **Giuliani R., Magnanini E., Fragassa C. et Nerozzi F. 2000.** Ground monitoring the light-shadow windows of a tree canopy to yield canopy light interception and morphological traits. *Plant, Cell and Environment* **23**: 783-796
65. **Giuliani R., Magnanini E., Nerozzi F., Muzzi E. et Sinoquet H. 2005.** Canopy probabilistic reconstruction inferred from Monte Carlo point-intercept leaf sampling. *Agricultural and Forest Meteorology* **128**: 17-32
66. **Godin C., Costes E. et Caraglio Y. 1997.** Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica* **31**: 1-12
67. **Godin C. et Sinoquet H. 2005.** Functional-structural plant modelling. *New Phytologist* **166**: 705-708
68. **Gosse G., Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Chartier M., Allirand J.M. et Lemaire G. 1986.** Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie* **6**: 47-56
69. **Govaerts Y. et Verstraete M.M. 1998.** Raytran: A Monte Carlo ray tracing model to compute light scattering in three-dimensional heterogeneous media. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* **36**: 493-505
70. **Green S., McNaughton K., Wünsche J.N. et Clothier B. 2003.** Modeling light interception and transpiration of apple tree canopies. *Agronomy Journal* **95**: 1380-1387
71. **Hallé F., Oldeman R.A.A. et Tomlinson P.B. 1978.** Tropical trees and forest. An architectural analysis. *Springer-Verlag, New York*.
72. **Hampson C.R., Quamme H.A. et Brownlee R.T. 2002.** Canopy growth, yield and fruit quality of 'Royal Gala' apple trees grown for eight years in five tree training systems. *HortScience* **37**: 627-631
73. **Hampson C.R., Quamme H.A., Kappel F. et Brownlee R.T. 2004.** Varying density with constant rectangularity: I. Effects on apple tree growth and light interception in three training systems over ten years. *HortScience* **39**: 501-506
74. **Heinicke D.R. 1975.** High-density apple orchards-planting, training and pruning. *U.S. Department of Agriculture Handbook*, 458p.

75. **Hirst P.M. et Ferree D.C. 1995.** Effect of rootstock and cultivar on the growth and precocity of young apple trees. *Fruit Varieties Journal* **49**: 34-41
76. **Hirst P.M. et Ferree D.C. 1996.** Effects of rootstock on bud development and flower formation of 'Starkspur Supreme Delicious' apple. *Fruit Varieties Journal* **50**: 26-34
77. **Hoying S.A. et Robinson T.L. 2000.** The apple orchard planting system puzzle. *Acta Horticulturae* **513**: 257–260
78. **Jackson J.E. 1980.** Light interception and utilization by orchard systems. *Horticultural Reviews* **2**: 208-267
79. **Jackson J.E. et Palmer J.W. 1972.** Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. *Journal of Applied Ecology* **9**: 341-357
80. **Jackson J.E. et Palmer J.W. 1977.** Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. I. Experimental details and effects on vegetative growth. *Journal of Horticultural Science* **52**: 245-252
81. **Jackson J.E. et Palmer J.W. 1979.** A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of Botany* **44**: 381-383
82. **Jackson J.E. et Palmer J.W. 1981.** Light distribution in discontinuous canopies: Calculation of leaf areas and canopy volumes above defined 'irradiance contours' for use in productivity modeling. *Annals of Botany* **47**: 561-565
83. **Johnson R.S. et Lakso A.N. 1986.** Carbon balance model of a growing apple shoot II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**: 164-169
84. **Jonkers H. 1979.** Biennial bearing in apple and pear: a literature survey. *Scientia Horticulturae* **11**: 303-317
85. **Kimes D.S. et Kirchner J.A. 1983.** Diurnal variation of vegetation canopy structure. *International Journal for Remote Sensing* **4**: 257–271
86. **Kubelka P. et Munk F. 1931.** Ein Beitrag zur Optik der Farbenstriche. *Zeitung für Technische Physik* **12**: 593-601

87. **Kuusik A. et Nilson T. 2000.** A directional multispectral forest reflectance model. *Remote Sensing of Environment* **72**: 244-252
88. **Lakso A.N. 1976.** Characterizing apple tree canopies by fisheye photography. *HortScience* **11**: 404-405
89. **Lakso A.N. 1980.** Correlations of fisheye photography to canopy structure, light climate, and biological response to light in apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **105**: 43-46
90. **Lakso A.N. 1984.** Leaf area development patterns in young pruned and unpruned apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **109**: 861-865
91. **Lakso A.N. et Corelli Grappadelli L. 1992.** Implications of pruning and training practices to carbon partitioning and fruit development in apple. *Acta Horticulturae* **322**: 231-239
92. **Lakso A.N. et Musselman R.C. 1976.** Effects of cloudiness on interior diffuse light in apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **101**: 642-644
93. **Lakso A. N., Wünsche J. N., Palmer J. W. et Corelli-Grappadelli L. 1999.** Measurement and modeling of carbon balance of the apple tree. *HortScience* **34**:1040-1047
94. **Lang A.R.G. 1973.** Leaf orientation of a cotton plant. *Agriculture Meteorology* **11**: 37-51
95. **Lang A.R.G. 1986.** Leaf area and average leaf angle from transmission of direct sunlight. *Australian Journal of Botany* **34**: 349-355
96. **Lang A.R.G. 1987.** Simplified estimate of leaf area index from transmittance of the sun's beam. *Agriculture and Forest Meteorology* **41**: 179-186
97. **Lang A.R.G. 1990.** An instrument for measuring canopy structure. *Remote Sensing Reviews* **5**: 61-71
98. **Lang A.R.G. et Xiang Y. 1986.** Estimation of leaf area index from transmission of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agriculture and Forest Meteorology* **37**: 229-243



99. **Lang A.R.G., Xiang Y. et Norman J.M. 1985.** Crop structure and the penetration of direct sunlight. *Agriculture and Forest Meteorology* **35**: 83-101
100. **Lauri P.É. 2002.** From tree architecture to tree training—an overview of recent concepts developed in apple in France. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science* **43**: 782–788
101. **Lauri P.É., Crété X. et Ferré G. 2007.** Centrifugal training in apple - Appraisal of a two-year experiment on cv. 'Galaxy' in southeast France. *Acta Horticulturae* **732**: 391-396.
102. **Lauri P.É. et Kelner J.J. 2001.** Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270-1273
103. **Lauri P.É. et Laurens F. 2005.** Architectural types in apple (*Malus x domestica* Borkh.). In: *Ramdane Dris, (ed) Crops: growth, quality and biotechnology. World Food Limited, Helsinki, Finland* 1300-1314
104. **Lauri P.É. et Lespinnasse J.M. 1993.** The relationship between cultivar fruiting-type and fruiting branch. *Acta Horticulturae* **349**: 259-263
105. **Lauri P.É. et Lespinnasse J.M. 1998.** L'arbre fruitier et sa conduite en verger – évolution des concepts. L'exemple du pommier. *11<sup>ème</sup> colloque INRA-CTIFL sur les Recherches fruitières. Architecture et modélisation en arboriculture fruitière, Montpellier, 5-6 mars 1998.*
106. **Lauri P.É. et Lespinnasse J.M. 2000.** The vertical axis and solaxe systems in France. *Acta Horticulturae* **513**: 287-296
107. **Lauri P.É. et Lespinnasse J.M. 2001.** Genotype of apple trees affects growth and fruiting responses to shoot bending at various times of year. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **126**: 169-174
108. **Lauri P.É. et Térouanne É. 1995.** Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus x domestica* Borkh.) au cours d'une saison de végétation. *Canadian Journal of Botany* **73**: 1471-1489
109. **Lauri P.É. et Térouanne É. 1998.** The influence of shoot growth on the pattern of axillary development on the long shoots of young apple trees (*Malus domestica* Borkh.). *International Journal of Plant Sciences* **159**: 283–296

110. **Lauri P.É. et Térouanne É. 1999.** Effects of inflorescence removal on the fruit set of the remaining inflorescences and development of the laterals on one year old apple (*Malus domestica* Borkh.) branches. *Journal of Science and Biotechnology* **74**: 110-117
111. **Lauri P.É., Térouanne É., Lespinnasse J.M., Regnard J.L. et Kelner J.J. 1995.** Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years – an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**: 265-281
112. **Lauri P.É., Térouanne É. et Lespinnasse J.M. 1996.** Quantitative analysis of relationships between inflorescence size, bearing-axis size and fruit-set – An apple tree case study. *Annals of Botany* **77**: 277-286
113. **Lauri P.É., Térouanne É. et Lespinnasse J.M. 1997a.** Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing – an approach to the strategies of various cultivars. *Journal of Horticultural Science* **72**: 519-530
114. **Lauri P.É., Térouanne É. et Lespinnasse J.M. 1997b.** Vegetative growth and reproductive strategies in apple fruiting branches – an investigation into various cultivars. *Acta Horticulturae* **451**: 717-724
115. **Lauri P.É. et Trottier C. 2004.** Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica*) crown. *New Phytologist* **163**: 533–546
116. **Lauri P.É., Willaume M., Larrive G. et Lespinnasse J.M. 2004.** The concept of centrifugal training in apple aimed at optimizing relationship between growth and fruiting. *Acta Horticulturae* **636**: 35–42
117. **Lemeur R. et Blad B.L. 1974.** A critical review of light model for estimating the shortwave radiation regime of plant canopies. *Agricultural Meteorology* **14**: 255-286
118. **Lespinnasse J.M. 1970.** Variation du calibre des fruits de Golden Delicious en fonction des caractéristiques et de la position des inflorescences dans l'arbre. *BTI, Bulletin Technique Interprofessionnel*, 250 : 365-381

119. **Lespinasse J.M. 1977.** La conduite du pommier. I – Types de fructification. Incidence sur la conduite de l'arbre. *I.N.V.U.F.L.E.C.* Paris. 80pp.
120. **Lespinasse J.M. 1980.** La conduite du pommier. II – L'axe vertical. La renovation des vergers. *I.N.V.U.F.L.E.C.* Paris. 120pp.
121. **Lespinasse J.M. 1996.** Apple orchard management practices in France. From the vertical axis to the solaxe. *Compact Fruit Tree* **29**: 83-88
122. **Lespinasse J.M. et Delort F. 1986.** Apple tree management in vertical axis: appraisals after ten years of experiments. *Acta Horticulturae* **160**: 120-155
123. **Lespinasse J.M. et Delort F. 1993.** Regulation of fruiting in apple. Role of the bourse and crowned brindles. *Acta Horticulturae* **349**: 229-246
124. **Lespinasse Y. 1992.** Breeding apple tree: aims and methods. In: Rousselle-Bourgeois F, Rousselle P, eds. *Proceedings of the joint conference of the E.A.P.R. breeding and varietal assessment section and the E.U.C.A.R.P.I.A potato section. Janvier 1992, Landerneau, France.* Ploudaniel, France: I.N.R.A., 103-110
125. **Looney N.E et Lane W.D. 1984.** Spur type growth of mutant McIntosh apple: a review of their genetics, physiology and field performance. *Acta Horticulturae* **146**: 31-46
126. **Mabrouk H., Sinoquet H. et Carbonneau A. 1997.** Canopy structure and radiation regime in grapevine II. Modeling radiation interception and distribution inside the canopy. *Vitis* **36**: 125-132
127. **MAFCOT. 1999.** Dossier conduite du pommier - Branche fruitière et extinction. *Réussir Fruits et Légumes*, **173**: 27-34
128. **MAFCOT. 2000.** Pommier: Extinction et conduite centrifuge. *Réussir Fruits et Légumes* **182**. 4p.
129. **Meyer G.E., Davison D., Lamb J.A., Splinter W.J. 1984.** Crop simulation studies using 3-D graphics: canopy architecture and light interception. *Paper ASAE NO 84-4013, St Joseph, Michigan, 24p.*
130. **Moon P., Spencer D.E. 1942.** Illumination from a non-uniform sky. *Transactions of the Illumination Engineering Society* **37**: 707-726
131. **Mouliat B. et Sinoquet H. 1993.** Three-dimensional digitizing systems for plant canopy geometrical structure: a review. In: *Varlet-Grancher C., Bonhomme R.,*

- Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris 183-194*
132. **Myneni R. 1991.** Modelling radiative transfer and photosynthesis in three-dimensional vegetation canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* **55**: 323-344
  133. **Niinemets U., El Afas N., Cescatti A., Pellis A. et Ceulemans R. 2004.** Petiole length and biomass investment in support modify light-interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology* **24**: 141-154
  134. **Niinemets U., Cescatti A., Tobias M., Laimi T. et Lukjanova A. 2002.** Modification of light-acclimation of *Pinus sylvestris* shoot architecture by site fertility. *Agricultural and Forest Meteorology* **111**: 121–140
  135. **Niinemets U. et Lukjanova A. 2002.** Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in *Pinus sylvestris*. *Annals of Forest Science* **60**:195–208
  136. **Niinemets U., Sparrow A. et Cescatti A. 2005.** Light capture efficiency decreases with increasing tree age and size in the southern hemisphere gymnosperm *Agathis australis*. *Trees* **19**: 177-190
  137. **Nilson T. 1971.** A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agricultural Meteorology* **8**: 25-38
  138. **Noe N. et Eccher T. 1996.** ‘Golden Delicious’ apple fruit shape and russetting are affected by light conditions. *Scientia Horticulturae* **65**: 209-213
  139. **Norman J.M. et Jarvis P.G. 1975.** Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (bong.) carr.). V. Radiation penetration theory and a test case. *Journal of Applied Ecology* **12**: 839-878
  140. **Norman J.M., Perry S.G., Fraser A.B. et Mach W. 1979.** Remote sensing of canopy structure. *American Meteorological Society Proceedings of the 14<sup>th</sup> Conference of Agricultural Forest Meteorology and 4<sup>th</sup> Conference on Biometeorology, 2-6 April 1979, Minneapolis*, 184-185
  141. **Norman J.M. et Welles J.M. 1983.** Radiative transfer in an array of canopies. *Agronomy Journal* **75**: 481-488

142. **Oker-Blom P. et Kellomäki S. 1983.** Effect of grouping of foliage on the within stand and within-crown light regime: comparison of random and grouping canopy models. *Agricultural and Forest Meteorology* **28**: 143-155
143. **Oyarzun R.A., Stöckle C.O. et Whiting M.D. 2007.** A simple approach to modeling radiation interception by fruit-tree orchards. *Agricultural and Forest Meteorology* **142**: 12-24
144. **Palmer J. W., et Jackson J. E. 1977.** Seasonal light interception and canopy development in hedgerow and bed system apple orchards. *Journal of Applied Ecology* **14**: 539-549
145. **Palmer J.W. 1980.** Computed effects of spacing on light interception and distribution within hedgerow trees in relation to productivity. *Acta Horticulturae* **114**: 80-88
146. **Palmer J.W. 1987.** A simple, robust lightmeter for measuring light in orchards. *Journal of Horticultural Science* **62**: 1-4
147. **Palmer J.W. 1989.** Canopy manipulation for optimum utilization of light *In: C.J. Wright (ed.). Manipulation of fruiting. Butterworths, London.* pp. 245-262.
148. **Palmer J.W., Avery D.J. et Wertheim S.J. 1992.** Effect of apple tree spacing and summer pruning on leaf area distribution and light interception. *Scientia Horticulturae* **52**: 303-312
149. **Palmer J.W. et Warrington I.J. 2000.** Underlying principles for successful apple planting systems. *Acta Horticulturae* **513**: 357-363
150. **Phattaralerphong J. et Sinoquet H. 2005.** A method for 3D reconstruction of tree crown volume from photographs: assessment with 3D-digitized plants. *Tree Physiology* **25**: 1229–1242
151. **Phattaralerphong J., Sathornkich J. et Sinoquet H. 2006.** A photographic gap fraction method for estimating leaf area of isolated trees: assessment with 3D-digitized plants. *Tree Physiology* **26**: 1123–1136
152. **Planchais I. et Sinoquet H. 1998.** Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* **89**: 241-253

153. **Polhemus Inc. 1993.** *3SPACE FASTRAK User's Manual, Revision F.* Polhemus Inc., Colchester, VT, USA. 158p.
154. **Du Plooy P., Jacobs G. et Cook N.C. 2002.** Quantification of bearing habit on the basis of lateral bud growth of seven pear cultivars grown under conditions of inadequate winter chilling in South Africa. *Scientia Horticulturae* **95**:185-192
155. **Proctor J.T.A. et Palmer J.W. 1991.** The role of spur and bourse leaves of three apple cultivars on fruit set and growth and calcium content. *Journal of Horticultural Science* **66**: 275–282
156. **Prusinkiewicz P. et Lindenmayer A. 1990.** The algorithmic beauty of plants. *Springer-Verlag, New York*.
157. **Reay P.F. 1999.** The role of low temperatures in the development of the red blush on apple fruit ('Granny Smith'). *Scientia Horticulturae* **79**: 113-119
158. **Reche A., Martin I. et Drettakis G. 2004.** Volumetric reconstruction and interactive rendering of trees from photographs. *ACM Transactions on Graphics (SIGGRAPH Conference Proceedings)* **23**: 1-10
159. **Reffye (de) P., Edelin C., Françon G., Jaeger M. et Puech C. 1988.** Plant models faithful to botanical structure and development. In : *Dill J. (ed) Proceedings of SIGGRAPH'88, Atlanta* 151-158
160. **Robinson T.L. 2007.** Recent advances and future directions in orchard planting systems. *Acta Horticulturae* **732**: 367-381.
161. **Robinson T.L., Seeley E.J. et Barritt B.H. 1983.** Effect of light environment and spur age on 'Delicious' apple fruit size and quality. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**: 855-861
162. **Robinson T.L. et Lakso A.N. 1989.** Light interception, yield and fruit quality of 'Empire' and 'Delicious' apple trees grown in four orchard systems. *Acta Horticulturae* **243**: 175-184
163. **Robinson T.L. et Lakso A.N. 1991.** Bases of yield and production efficiency in apple orchard systems. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **116**: 188-194
164. **Robinson T.L., Lakso A.N. et Ren Z. 1991.** Modifying apple tree canopies for improved production efficiency. *HortScience* **26**: 1005-1012

165. **Rom C. 1991.** Light thresholds for apple tree canopy growth and development. *HortScience* **26**: 989-992
166. **Rom C. R. 1992.** Spur pruning 'Delicious' apple for improved spur quality and yield. *Acta Horticulturae* **322**: 55-67
167. **Rom C.R. et Barritt B. 1990.** Spur development of 'Delicious' apple as influenced by position, wood age, strain and pruning. *HortScience* **25**: 1578-1581
168. **Rom C.R. et Ferree D.C. 1984.** The influence of light environment early in the season on bloom, fruit development, and return bloom of 'Starkrimson' Red Delicious grown in a greenhouse. *Ohio Agriculture Research and Development Center, U.S.A*, 203; 9-16
169. **Room P., Hanan J. et Prusinkiewicz P. 1996.** Virtual plants: new perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends in Plant Science* **1**: 33-38
170. **Ross, J. 1981.** The radiation regime and architecture of plant stands. *Dr. W. Junk, The Hague*, 342p.
171. **Ross J. et Marshak A.L. 1985.** A Monte-Carlo procedure for calculation the scattering of solar radiation by plant canopies. *Soviet Journal for Remote Sensing* **4**: 783-801
172. **Rusholme R.L., Gardiner S.E., Bassett H.C.M., Tustin D.S., Ward S.M. et Didier A. 2004.** Identifying genetic markers for an apple dwarfing gene. *Acta Horticulturae* **663**: 405-409
173. **Sansavini S. et Corelli L. 1992.** Canopy efficiency of apple as affected by microclimate factors and tree structure. *Acta Horticulturae* **322**: 69-77
174. **Shlyakhter I., Rozenoer M., Dorsey J. et Teller S. 2001.** Reconstructing 3D tree model from instrumented photograph. *IEEE Computer Graphics and Application* **21**:53-61
175. **Singh L.B. 1948.** Studies in biennial bearing. III. Growth studies in "ON" and "OFF" year trees. *The Journal of Horticultural Science* **24**: 123-148
176. **Sinoquet H. 1989.** Modélisation de l'interception des rayons solaires dans une culture en rangs. I. Aspects théoriques. *Agronomie* **9**: 125-135

177. **Sinoquet H. 1993.** Modelling radiative transfer in heterogeneous canopies and intercropping systems. *In: Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 229-252
178. **Sinoquet H. et Andrieu B. 1993.** The geometrical structure of plant canopies: characterization and direct measurement methods. *In: Varlet-Grancher C., Bonhomme R., Sinoquet H. (eds) Crop structure and light microclimate INRA Editions, Paris* 132-158
179. **Sinoquet H. et Bonhomme R. 1992.** Modeling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology* **62**: 219-240
180. **Sinoquet H., Moulia B. et Bonhomme R. 1991.** Estimating the 3D geometry of a maize row crop as an input of radiation models: comparison between 3D digitizing and plant profiles. *Agricultural and Forest Meteorology* **55**: 233-249
181. **Sinoquet H., Rakocevic M. et Varlet-Grancher C. 2000.** Comparison of models for daily light partitioning in multispecies canopies. *Agricultural and Forest Meteorology* **101**: 251-263.
182. **Sinoquet H. et Rivet P. 1997.** Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitizing device. *Trees* **11**: 265–270
183. **Sinoquet H., Le Roux X., Adam B., Améglio T. et Daudet F.A. 2001.** RATP, a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment* **24**: 395-406
184. **Sinoquet H., Sonohat G., Phattaralerphong J. et Godin C. 2005.** Foliage randomness and light interception in 3D digitised trees: an analysis from multiscale discretisation of the canopy. *Plant, Cell and Environment* **28**: 1158-1170
185. **Sinoquet H., Stephan J., Sonohat G., Lauri P.É. et Monney Ph. 2007.** Simple equations to estimate light interception by isolated trees from canopy structure features: assessment with 3D digitised apple trees. *New Phytologist* **175**: 94-106
186. **Sinoquet H., Thanisawanyangkura S., Mabrouk H. et Kasemsap P. 1998.** Characterization of the light environment in canopies using 3D digitising and image processing. *Annals of Botany* **82**: 203-212



187. **Sonohat G., Sinoquet H., Kulandaivelu V., Combes D. et Lescourret F. 2006.** Three-dimensional reconstruction of partially 3D-digitized peach tree canopies. *Tree Physiology* **26**: 337-351
188. **Stephan J., Lauri P.É., Donès N., Haddad N., Talhouk S. et Sinoquet H. 2007.** Architecture of the pruned tree: Impact of contrasted pruning procedures over 2 years on shoot demography and spatial distribution of leaf area in apple (*Malus domestica*). *Annals of Botany* **99**: 1055-1065
189. **Stephan J., Sinoquet H., Donès N., Haddad N., Talhouk S., et Lauri P.É.** Light interception and partitioning between shoots in apple cultivars influenced by training over 2 years (*Soumis à Tree Physiology*)
190. **Takenaka A. 1994.** Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* **9**: 109-114
191. **Takenaka A., Inui Y. et Osawa A. 1998.** Measurement of three-dimensional structure of plants with a simple device and estimation of light capture of individual leaves. *Functional Ecology* **12**: 159-165
192. **Thanisawanyangkura S., Sinoquet H., Rivet P., Crétenet M. et Jallas E. 1997.** Leaf orientation and sunlit leaf area distribution in cotton. *Agricultural and Forest Meteorology* **86**: 1-15
193. **Thorpe M.R., Saugier B., Auger S., Berger A. et Methy M. 1978.** Photosynthesis and transpiration of an isolated tree: model and validation. *Plant, Cell and Environment* **1**: 269-277
194. **Tustin D.S., Hirst P.M. et Warrington I.J. 1988.** Influence of orientation and position of fruiting laterals on canopy light penetration, yield and fruit quality of 'Granny Smith' apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **113**: 693-699
195. **Tustin D.S., Cashmore W.M. et Bensley R.B. 1998.** The influence of orchard row canopy discontinuity on irradiance and leaf area distribution in apple trees. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **73**: 289-297
196. **Villalobos F.J., Orgaz F. et Mateos L. 1995.** Non-destructive measurement of leaf area in olive (*Olea europaea* L.) trees using a gap inversion method. *Agricultural and Forest Meteorology* **73**: 29-42

197. **Volz R.K., Ferguson I.B., Hewett E.B. et Wooley E.W. 1994.** Wood age and leaf area influence fruit size and mineral composition of apple fruit. *Journal of Horticultural Science* **69**: 385–395
198. **Wagenmakers P.S. 1991.** Simulation of light distribution in dense orchard systems. *Agricultural and Forest Meteorology* **57**: 13-25
199. **Wagenmakers P.S., Nijse F. et De Gendt C.M.E. 1991.** Planting systems and light climate. *Research Station for Fruit Growing, Wilhelminadorp, The Netherlands. Annual Report* 39–40
200. **Walcroft A., Le Roux X., Diaz-Espejo A., Donès N. et Sinoquet H. 2002.** Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology* **22**: 929–938
201. **Walsh J.W.T. 1961.** The science of daylight. *Mac Donald, London*, 285p.
202. **Warren-Wilson J. 1960.** Inclined point quadrats. *New Phytologist* **59**:1-8
203. **Watson M.A. et Casper B.B. 1984.** Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Annual Reviews of Ecological Systems* **15**: 233-258
204. **Westwood M.N. et Roberts A.N. 1970.** The relationship between trunk cross-sectional area and weight of apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **95**: 28-30
205. **White J. 1979.** The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**: 109-145
206. **Whitehead D., Grace J.C. et Godfrey M.J.S. 1990.** Architectural distribution of foliage of individual *Pinus radiata* D. on crowns and the effects of clumping on radiation interception. *Tree Physiology* **7**:135-155
207. **Willaume M., Lauri P.É. et Sinoquet H. 2004.** Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees* **18**: 705-713
208. **Wünsche J.N. et Lakso A.N. 2000.** The relationship between leaf area and light interception by spur and extension shoot leaves and apple orchard productivity. *HortScience* **37**: 1202-1206
209. **Wünsche J.N., Lakso A.N. et Robinson T.L. 1995.** Comparison of four methods for estimating total light interception by apple trees of varying forms. *HortScience* **30**: 272-276

- 210. **Wünsche J.N., Lakso A.N., Robinson T.L., Lenz F. et Denning S.S. 1996.** The bases of productivity in apple production systems: the role of light interception by different shoot types. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**: 886-893
- 211. **Wünsche J.N., Lakso A.N., Denning S.S. et Barnard J. 1997.** Estimating the contribution of canopy components to direct light interception of apple trees using a laser-assisted scanner device. *Environmental and Experimental Botany* **37**: 63-72
- 212. **Wünsche J.N., Palmer J.W. et Greer D.H. 2000.** Effects of crop load on fruiting and gas-exchange characteristics of 'Braeburn'/M26 apple trees at full canopy. *Journal of the American Society for Horticulture Science* **125**: 93-99
- 213. **Zeide B. et Pfeifer P. 1991.** A method for estimation of fractal dimension of tree crowns. *Forest Science* **37**:1253–1265

### ***Liste des annexes***

***Annexe 1:*** Plan du verger expérimental

***Annexe 2:*** Les relations allométriques

***Annexe 3:*** Les fichiers paramètres de reconstruction du feuillage

### ***Liste des photos***

***Photo 1:*** Scarlet Spur delicious conduit en Central Leader (A) ou en Centrifuge (B)

***Photo 2:*** Golden Delicious conduit en Central Leader (A) ou en Centrifuge (B)

***Photo 3:*** Granny Smith conduit en Central Leader (A) ou en Centrifuge (B)

***Photo 4:*** Le matériel de digitalisation

***Photo 5:*** La digitalisation des pousses

***Photo 6:*** Les illustrations des maquettes 3D des arbres par Vegestar (Adam, 1999)

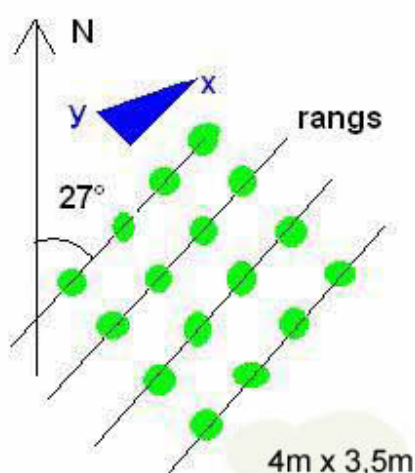
***Photo 7:*** Typologie des pousses

## Annexe 1: Plan du verger expérimental

*Plan du verger expérimental : les lettres en gras sur fond gris concernent les arbres étudiés; celles soulignées concernent les arbres en conduite centrifuge*

18	Braeburn (BR)	SC	GD	<b>SS</b>	GG	F
17	BR	SC	GD	<u>SS</u>	GG	F
16	<b>Scarlet Spur Delicious (SS)</b>	GG	RD	F	SS	Jona
15	SS	GG	RD	F	SS	Jona
14	<b>Golden Delicious (GD)</b>	<b>GS</b>	BR	SC	GD	<b>GS</b>
13	GD	<u>GS</u>	BR	SC	GD	<b>GS</b>
12	Red Delicious (RD)	RD	Jona	Jona	SC	SC
11	RD	RD	Jona	Jona	SC	SC
10	<b>Granny Smith (GS)</b>	<b>GD</b>	SC	BR	GS	<u>GD</u>
9	GS	<u>GD</u>	SC	BR	GS	<b>GD</b>
8	Gale Gala (GG)	<u>SS</u>	F	RD	Jona	<u>SS</u>
7	GG	<b>SS</b>	F	RD	Jona	<b>SS</b>
6	SC	BR	SS	<u>GD</u>	F	GG
5	SC	BR	SS	<b>GD</b>	F	GG
4	Fuji (F)	Jona	GG	<u>GS</u>	BR	RD
3	F	Jona	GG	<b>GS</b>	BR	RD
2	Jonagold (Jona)	F	GS	GG	RD	BR
1	Jona	F	GS	GG	RD	BR
Nb d'arbres/ ligne	Ligne 1 sur MM111	Ligne 2 sur M7	Ligne 3 sur MM111	Ligne 4 sur M7	Ligne 5 sur MM111	Ligne 6 sur M7

*L'orientation des rangs d'arbres et les distances de plantation sont illustrées ci-dessous:*



## Annexe 2: Les relations allométriques

### 1- Les relations allométriques retenues en 2004:

-Relations nombre de feuilles / Longueur pousse:

Pour la première campagne :

	Bourse avec fruit (A)	Bourse sans fruit (F)	PC	PL	VC	VL
Golden	Moyenne de feuilles : 6	Moyenne de feuilles : 5	Moyenne de feuilles : 6	$y = 0.26x + 6.1828$ $R^2 = 0.8256$	$y = 3.9056x + 2.7176$ $R^2 = 0.636$	$y = 0.3165x + 8.9605$ $R^2 = 0.7081$
Scarlet	Moyenne de feuilles: 7	Moyenne de feuilles: 6	Moyenne de feuilles: 5	$y = 0.5685x + 7.7406$ $R^2 = 0.4216$	$y = 3.3361\ln(x) + 9.3916$ $R^2 = 0.6727$	$y = 0.1167x + 18.577$ $R^2 = 0.2589$
Granny	Moyenne de feuilles: 7	Moyenne de feuilles : 6	$y = 2.5811x + 3.6482$ $R^2 = 0.8125$	$y = 0.3354x + 10.872$ $R^2 = 0.6367$	$y = 3.7489x + 2.8944$ $R^2 = 0.7619$	$y = 8.9326x^{0.2409}$ $R^2 = 0.3625$

Pour la seconde campagne:

	Bourse avec fruit (A)	Bourse sans fruit (F)	PC	PL	VC	VL
Golden	Moyenne de feuilles : 5	Moyenne de feuilles : 5	$y = 4.1788x^{0.5281}$ $R^2 = 0.5315$	$y = 0.5103x + 3.571$ $R^2 = 0.8216$	$y = 2.6525x + 2.9655$ $R^2 = 0.6552$	$y = 0.4511x + 6.9188$ $R^2 = 0.9167$
Scarlet	Moyenne de feuilles : 4	Moyenne de feuilles : 5	$y = 2.5219\ln(x) + 6.1775$ $R^2 = 0.5114$	$y = 0.0303x^2 - 0.7191x + 22.901$ $R^2 = 0.6048$	$y = 5.2435x + 2.098$ $R^2 = 0.821$	$y = 0.3813x + 19.629$ $R^2 = 0.4778$
Granny	Moyenne de feuilles : 5	Moyenne de feuilles : 5	$y = 2.4049x + 2.2325$ $R^2 = 0.671$	$y = 1.7011x - 14.008$ $R^2 = 0.7037$	$y = 3.8945x + 2.2502$ $R^2 = 0.5366$	$y = 0.3161x + 11.592$ $R^2 = 0.8101$

La relation surface des feuilles (S) avec le produit de la longueur et la largeur (L\*w) a donné les fonctions suivantes :

Golden Delicious:  $S = 0.7067 * L * w$

Scarlet Spur Delicious:  $S = 0.7147 * L * w$

Granny Smith:  $S = 0.7469 * L * w$

## Relations Surface foliaire pousse/Longueur pousse :

	Bourse avec fruit (A)	Bourse sans fruit (F)	PC	PL	VC	VL
Golden	$y = 26.994x$ $R^2 = 0.7241$	$y = 25.917x + 2.5046$ $R^2 = 0.2896$	$y = 60.182x^{0.6556}$ $R^2 = 0.5492$	$y = 9.4767x + 79.325$ $R^2 = 0.846$	$y = 61.023x + 13.183$ $R^2 = 0.5862$	$y = 17.283x + 6.7252$ $R^2 = 0.8378$
Scarlet	$y = 17.491x^2 - 46.815x + 52.046$ $R^2 = 0.6344$	$y = 3.8772x$ $R^2 = 0.720$	$y = 52.576x + 24.163$ $R^2 = 0.5176$	$y = 40.579x^{0.6634}$ $R^2 = 0.5887$	$y = 75.6x + 8.1146$ $R^2 = 0.6755$	$y = 8.0876x + 269.19$ $R^2 = 0.4409$
Granny	$y = 22.701x + 1.0461$ $R^2 = 0.6971$	$y = 11.924x^{1.7405}$ $R^2 = 0.6458$	$y = 35.915x + 37.11$ $R^2 = 0.5464$	$y = 9.8445x + 145.49$ $R^2 = 0.7237$	$y = 60.502x + 14.381$ $R^2 = 0.7776$	$y = 11.869x + 143.39$ $R^2 = 0.658$

## Relation largeur des feuilles/Longueur des feuilles (première et deuxième campagne) :

	Bourse avec fruit (A)	Bourse sans fruit (F)	PC	PL	VC	VL
Golden	$y = 0.7313x$ $R^2 = 0.5601$	$y = 0.6747x$ $R^2 = 0.6886$	$y = 0.5517x$ $R^2 = 0.8224$	$y = 0.5754x$ $R^2 = 0.8142$	$y = 0.5275x$ $R^2 = 0.5152$	$y = 0.5861x$ $R^2 = 0.714$
Scarlet	$y = 0.6158x$ $R^2 = 0.5435$	$y = 0.6119x$ $R^2 = 0.7365$	$y = 0.4806x$ $R^2 = 0.5919$	$y = 0.496x$ $R^2 = 0.6323$	$y = 0.4624x$ $R^2 = 0.704$	$y = 0.4698x$ $R^2 = 0.6083$
Granny	$y = 0.7015x$ $R^2 = 0.7942$	$y = 0.65x$ $R^2 = 0.7414$	$y = 0.485x$ $R^2 = 0.6483$	$y = 0.4952x$ $R^2 = 0.5928$	$y = 0.5123x$ $R^2 = 0.7023$	$y = 0.5283x$ $R^2 = 0.61$

Relation surface foliaire / (longueur de la feuille)<sup>2</sup> :

Comme nous sommes partis des surfaces des échantillons de feuilles (tous types de structures confondus) scannées, la relation est la même pour chaque variété :

Golden Delicious:  $S = 0.3925*(L)^2$   $R^2 = 0.5936$

Scarlet Spur Delicious:  $S = 0.338*(L)^2$   $R^2 = 0.6207$

Granny Smith:  $S = 0.3874*(L)^2$   $R^2 = 0.840$

2- Les relations allométriques retenues en 2005:

-Relations nombre de feuilles / Longueur pousse:

	Bourse avec fruit (A)	Bourse sans fruit (F)	PC	PL	VC	VL
Golden	Moyenne de feuilles : 3	Moyenne de feuilles : 6	Moyenne de feuilles : 6	$y = 0.4517x + 3.247$ $R^2 = 0.8838$	$= 1.0544x + 4.7102$ $R^2 = 0.5607$	$y = 0.3452x + 8.2826$ $R^2 = 0.8699$
Scarlet	Moyenne de feuilles: 4	Moyenne de feuilles: 4	Moyenne de feuilles: 5	Valeurs de première digitalisation, car type non retrouvé en 2005	$y = 4.5807x + 6.2881$ $R^2 = 0.7865$	$y = 0.4091x + 18.254$ $R^2 = 0.580$
Granny	Moyenne de feuilles: 5	Moyenne de feuilles : 4	$y = 3.9707x + 2.8025$ $R^2 = 0.9024$	$y = 0.5295x + 11.712$ $R^2 = 0.8104$	$y = 2.8494x + 5.0853$ $R^2 = 0.617$	$y = 0.3306x + 13.209$ $R^2 = 0.6544$

La relation surface des feuilles (S) avec le produit de la longueur et la largeur (L\*w) a donné les fonctions suivantes :

Golden Delicious:  $S = 0.6627 * L * w$

Scarlet Spur Delicious:  $S = 0.5881 * L * w$

Granny Smith:  $S = 0.6105 * L * w$

Relations Surface feuilles/Longueur pousse :

	Bourse avec fruit (A)	Bourse sans fruit (F)	PC	PL	VC	VL
Golden	$y = 13.069x^2 + 19.551x + 8.1721$ $R^2 = 0.5483$	$y = 16.981 \ln(x) + 60.584$ $R^2 = 0.2352$	$y = 18.861 \ln(x) + 102.91$ $R^2 = 0.464$	$y = 10.387x + 64.069$ $R^2 = 0.9307$	$y = 26.79x + 66$ $R^2 = 0.7203$	$y = 7.6662x + 152$ $R^2 = 0.8781$
Scarlet	$y = 32x^2 - 6.54x$ $R^2 = 0.5362$	$y = 25.215x^{1.8483}$ $R^2 = 0.554$	$y = 68.74x + 29.089$ $R^2 = 0.6321$	Valeurs de première digitalisation, car type non retrouvé en 2005	$y = 72.288x + 37.884$ $R^2 = 0.7826$	$y = 7.6574x + 156.38$ $R^2 = 0.717$
Granny	$y = 23.231x + 12.195$ $R^2 = 0.2057$	$y = 20.476x + 15.257$ $R^2 = 0.3724$	$y = 74.41x + 27.626$ $R^2 = 0.869$	$y = 10.385x + 194.5$ $R^2 = 0.817$	$y = 36.332x + 67.332$ $R^2 = 0.5326$	$y = 8.2761x + 165.91$ $R^2 = 0.81$



Relation largeur/longueur des feuilles (tous types de feuilles confondues):

Golden Delicious:  $l = 0.5812 * L$   $R^2 = 0.705$

Scarlet Spur Delicious:  $l = 0.5283 * L$   $R^2 = 0.4929$

Granny Smith:  $l = 0.509 * L$   $R^2 = 0.5682$

Relation surface foliaire / (longueur des pousses)<sup>2</sup>:

Golden Delicious:  $S = 0.3742 * (L)^2$   $R^2 = 0.9222$

Scarlet Spur Delicious:  $S = 0.3053 * (L)^2$   $R^2 = 0.7231$

Granny Smith:  $S = 0.3 * (L)^2$   $R^2 = 0.8252$

### Annexe 3: Les fichiers paramètres de reconstruction du feuillage

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Scarlet Spur Delicious pour la première digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity
0	0	0	0.5685	0	0.1167	! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope (y=ax+b+cx^d)
7	6	5	7.7406	9.3916	18.577	! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept (y=ax+b+cx^d)
0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré (y=ax+b+cx^d)
1	1	1	1	1	1	! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant (y=ax+b+cx^d)
0	0	0	0	3.3361	0	! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln (y=ax+b+cx^d+eln(x))
-46.815	3.877	52.576	0	75.6	8.0876	! Shoot leaf area=f(Length) : slope
52.046	0	24.163	0	8.1146	269.19	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept
17.491	0	0	40.579	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré (y=ax+b+cx^d)
2	1	1	0.6634	2	1	! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant (y=ax+b+cx^d)
0	0	0	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln (y=ax+b+cx^d+eln(x))
4	8	13	23	8	13	% 0? / 30? petiole insertion angle
22	19	30	52	30	50	% 30? / 60? Nervure
33	43	30	20	28	31	% 60? / 90?
23	27	14	5	17	6	% 90? / 120?
16	2	10	0	14	0	% 120? / 150?
2	1	3	0	3	0	% 150? / 180?
0	0	0	0	0	0	! Slope petiole length =f(Length)
3	3	3	3	3	3	! Intercept petiole length =f(Length)
0.338	0.338	0.338	0.338	0.338	0.338	! slope Leaf area = f(Midrib length?)
0.6158	0.6119	0.4806	0.496	0.4624	0.4698	! slope Leaf width =f(Leaf length)
2	0	1	0	0	3	%Leaf area -180? / -165? ROULIS (RotX)
6	1	4	0	0	2	%Leaf area -165? / -135? Limbe / nervure
4	3	1	0	0	0	%Leaf area -135? / -105?
7	4	1	0	0	1	%Leaf area -105? / -75?
10	9	8	10	3	3	%Leaf area -75? / -45?
11	21	20	11	26	20	%Leaf area -45? / -15?
22	24	21	46	40	43	%Leaf area -15? / 15?
12	23	21	29	23	18	%Leaf area 15? / 45?
16	8	15	4	6	5	%Leaf area 45? / 75?
5	3	0	0	2	1	%Leaf area 75? / 105?
1	3	1	0	0	0	%Leaf area 105? / 135?
2	1	5	0	0	2	%Leaf area 135? / 165?
2	0	2	0	0	2	%Leaf area 165? / 180?
6	6	5	1	2	0	%Leaf area -90? / -60? ELEVATION (RotY)
17	21	26	6	3	9	%Leaf area -60? / -30? Nervure
25	31	23	34	18	24	%Leaf area -30? / -0?
20	14	22	40	41	37	%Leaf area 0? / 30?
22	17	17	17	29	25	%Leaf area 30? / 60?
10	11	7	2	7	5	%Leaf area 60? / 90?

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Scarlet Spur Delicious pour la seconde digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity
0	0	0	-0.7191	5.2435	0.3813	! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope ( $y=ax+bx+cx^d$ )
4	5	6.1775	22.901	2.098	19.629	! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept ( $y=ax+bx+cx^d$ )
0	0	0	0.0303	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
1	1	1	2	1	1	! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
0	0	2.5219	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
-46.815	3.8772	52.576	0	75.6	8.0876	! Shoot leaf area=f(Length) : slope
52.046	0	24.163	0	8.1146	269.19	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept
17.491	0	0	40.579	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
2	1	1	0.6634	2	1	! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
0	0	0	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
4	8	13	23	8	13	% 0? / 30? petiole insertion angle
22	19	30	52	30	50	% 30? / 60? Nervure
33	43	30	20	28	31	% 60? / 90?
23	27	14	5	17	6	% 90? / 120?
16	2	10	0	14	0	% 120? / 150?
2	1	3	0	3	0	% 150? / 180?
0	0	0	0	0	0	! Slope petiole length =f(Length)
3	3	3	3	3	3	! Intercept petiole length =f(Length)
0.338	0.338	0.338	0.338	0.338	0.338	! slope Leaf area = f(Midrib length <sup>2</sup> )
0.6158	0.6119	0.4806	0.496	0.4624	0.4698	! slope Leaf width =f(Leaf length)
2	0	1	0	0	3	%Leaf area -180? / -165? ROULIS (RotX)
6	1	4	0	0	2	%Leaf area -165? / -135? Limbe / nervure
4	3	1	0	0	0	%Leaf area -135? / -105?
7	4	1	0	0	1	%Leaf area -105? / -75?
10	9	8	10	3	3	%Leaf area -75? / -45?
11	21	20	11	26	20	%Leaf area -45? / -15?
22	24	21	46	40	43	%Leaf area -15? / 15?
12	23	21	29	23	18	%Leaf area 15? / 45?
16	8	15	4	6	5	%Leaf area 45? / 75?
5	3	0	0	2	1	%Leaf area 75? / 105?
1	3	1	0	0	0	%Leaf area 105? / 135?
2	1	5	0	0	2	%Leaf area 135? / 165?
2	0	2	0	0	2	%Leaf area 165? / 180?
6	6	5	1	2	0	%Leaf area -90? / -60? ELEVATION (RotY)
17	21	26	6	3	9	%Leaf area -60? / -30? Nervure
25	31	23	34	18	24	%Leaf area -30? / -0?
20	14	22	40	41	37	%Leaf area 0? / 30?
22	17	17	17	29	25	%Leaf area 30? / 60?
10	11	7	2	7	5	%Leaf area 60? / 90?

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Scarlet Spur Delicious pour la troisième digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity		
0	0	0	0.5685	4.5807	0.4091	! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope (y=ax+b+cx^d)		
4	4	5	7.7406	6.2881	18.254	! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept (y=ax+b+cx^d)		
0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré (y=ax+b+cx^d)		
1	1	1	1	1	1	! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant (y=ax+b+cx^d)		
0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln (y=ax+b+cx^d+eln(x))		
-6.54	0	68.74	0	72.288	7.6574	! Shoot leaf area=f(Length) : slope		
0	0	29.089	0	37.884	156.38	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept		
32	25.215	0	40.579	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré (y=ax+b+cx^d)		
2	1.8483	1	0.6634	1	1	! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant (y=ax+b+cx^d)		
0	0	0	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln (y=ax+b+cx^d+eln(x))		
4	8	13	23	8	13	%	0? / 30?	petiole insertion angle
22	19	30	52	30	50	%	30? / 60?	Nervure
33	43	30	20	28	31	%	60? / 90?	
23	27	14	5	17	6	%	90? / 120?	
16	2	10	0	14	0	%	120? / 150?	
2	1	3	0	3	0	%	150? / 180?	
0	0	0	0	0	0	! Slope petiole length =f(Length)		
3	3	3	3	3	3	! Intercept petiole length =f(Length)		
0.3053	0.3053	0.3053	0.3053	0.3053	0.3053	! slope Leaf area = f(Midrib length^2)		
0.5283	0.5283	0.5283	0.5283	0.5283	0.5283	! slope Leaf width =f(Leaf length)		
2	0	1	0	0	3	%Leaf area	-180? / -165?	ROULIS (RotX)
6	1	4	0	0	2	%Leaf area	-165? / -135?	Limbe / nervure
4	3	1	0	0	0	%Leaf area	-135? / -105?	
7	4	1	0	0	1	%Leaf area	-105? / -75?	
10	9	8	10	3	3	%Leaf area	-75? / -45?	
11	21	20	11	26	20	%Leaf area	-45? / -15?	
22	24	21	46	40	43	%Leaf area	-15? / 15?	
12	23	21	29	23	18	%Leaf area	15? / 45?	
16	8	15	4	6	5	%Leaf area	45? / 75?	
5	3	0	0	2	1	%Leaf area	75? / 105?	
1	3	1	0	0	0	%Leaf area	105? / 135?	
2	1	5	0	0	2	%Leaf area	135? / 165?	
2	0	2	0	0	2	%Leaf area	165? / 180?	
6	6	5	1	2	0	%Leaf area	-90? / -60?	ELEVATION (RotY)
17	21	26	6	3	9	%Leaf area	-60? / -30?	Nervure
25	31	23	34	18	24	%Leaf area	-30? / -0?	
20	14	22	40	41	37	%Leaf area	0? / 30?	
22	17	17	17	29	25	%Leaf area	30? / 60?	
10	11	7	2	7	5	%Leaf area	60? / 90?	

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Golden Delicious pour la première digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity		
0	0	0	0	0.26	3.9056	0.3165	! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope (y=ax+b+cx^d)	
6	5	6	6	6.1828	2.7176	8.9605	! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept (y=ax+b+cx^d)	
0	0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré (y=ax+b+cx^d)	
1	1	1	1	1	1	1	! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant (y=ax+b+cx^d)	
0	0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln (y=ax+b+cx^d+eln(x))	
26.994	25.917	0	9.4767	61.023	17.283		! Shoot leaf area=f(Length) : slope	
0	2.5046	0	79.325	13.183	6.7252		! Shoot leaf area=f(Length) : intercept	
0	0	60.182	0	0	0		! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré (y=ax+b+cx^d)	
1	1	0.6556	1	1	1		! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant (y=ax+b+cx^d)	
0	0	0	0	0	0		! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln (y=ax+b+cx^d+eln(x))	
0.869565	3.960396	16.21622	19.5122	10.78431	15.41096	%	0? / 30?	petiole insertion angle
8.695652	23.76238	34.23423	47.80488	21.56863	47.60274	%	30? / 60?	Nervure
36.52174	28.71287	34.23423	29.26829	26.47059	29.10959	%	60? / 90?	
42.6087	34.65347	9.009009	3.414634	27.45098	7.191781	%	90? / 120?	
10.43478	5.940594	2.702703	0	10.78431	0.684932	%	120? / 150?	
0.869565	2.970297	3.603604	0	2.941176	0	%	150? / 180?	
0	0	0	0	0	0		! Slope petiole length =f(Length)	
3	3	3	3	3	3		! Intercept petiole length =f(Length)	
0.3925	0.3925	0.3925	0.3925	0.3925	0.3925		! slope Leaf area = f(Midrib length^2)	
0.7313	0.6747	0.5517	0.5754	0.5275	0.5861		! slope Leaf width =f(Leaf length)	
0	0	0.900901	0	0	0.342466	%	-180? / -165?	ROULIS (RotX)
0	0	0.900901	0	0	0	%	-165? / -135?	Limbe / nervure
0.869565	0.990099	0.900901	0	0	0.342466	%	-135? / -105?	
3.478261	0	2.702703	0	3.921569	1.027397	%	-105? / -75?	
9.565217	3.960396	7.207207	4.878049	8.823529	3.424658	%	-75? / -45?	
18.26087	22.77228	16.21622	26.34146	21.56863	19.86301	%	-45? / -15?	
29.56522	31.68317	25.22523	35.60976	21.56863	37.67123	%	-15? / 15?	
22.6087	31.68317	27.02703	23.41463	25.4902	27.05479	%	15? / 45?	
12.17391	6.930693	10.81081	7.317073	12.7451	7.534247	%	45? / 75?	
2.608696	1.980198	6.306306	2.439024	5.882353	1.712329	%	75? / 105?	
0.869565	0	1.801802	0	0	0.684932	%	105? / 135?	
0	0	0	0	0	0.342466	%	135? / 165?	
0	0	0	0	0	0	%	165? / 180?	
7.8	4.950495	0	0.97561	0.980392	1.369863	%	-90? / -60?	ELEVATION (RotY)
20.9	12.87129	14.41441	15.60976	10.78431	10.9589	%	-60? / -30?	Nervure
34.8	42.57426	41.44144	30.2439	40.19608	31.16438	%	-30? / -0?	
26.1	22.77228	25.22523	34.14634	21.56863	28.76712	%	0? / 30?	
8.7	14.85149	10.81081	15.12195	21.56863	21.23288	%	30? / 60?	
1.7	1.980198	8.108108	3.902439	4.901961	6.506849	%	60? / 90?	

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Golden Delicious pour la seconde digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity
	0	0	0	0.5103	2.6525	0.4511 ! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	5	5	0	3.571	2.9655	6.9188 ! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	4.1788	0	0	0 ! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	1	1	0.5281	1	1	1 ! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	0	0	0	0 ! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
26.994	25.917	0	9.4767	61.023	17.283	! Shoot leaf area=f(Length) : slope
0	2.5046	0	79.325	13.183	6.7252	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept
0	0	60.182	0	0	0	0 ! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
1	1	0.6556	1	1	1	1 ! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
0	0	0	0	0	0	0 ! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
0.869565	3.960396	16.21622	19.5122	10.78431	15.41096	% 0? / 30? petiole insertion angle
8.695652	23.76238	34.23423	47.80488	21.56863	47.60274	% 30? / 60? Nervure
36.52174	28.71287	34.23423	29.26829	26.47059	29.10959	% 60? / 90?
42.6087	34.65347	9.009009	3.414634	27.45098	7.191781	% 90? / 120?
10.43478	5.940594	2.702703	0	10.78431	0.684932	% 120? / 150?
0.869565	2.970297	3.603604	0	2.941176	0	% 150? / 180?
0	0	0	0	0	0	0 ! Slope petiole length =f(Length)
3	3	3	3	3	3	3 ! Intercept petiole length =f(Length)
0.3925	0.3925	0.3925	0.3925	0.3925	0.3925	! slope Leaf area = f(Midrib length <sup>2</sup> )
0.7313	0.6747	0.5517	0.5754	0.5275	0.5861	! slope Leaf width =f(Leaf length)
0	0	0.900901	0	0	0.342466	%Leaf area -180? / -165? ROULIS (RotX)
0	0	0.900901	0	0	0	%Leaf area -165? / -135? Limbe / nervure
0.869565	0.990099	0.900901	0	0	0.342466	%Leaf area -135? / -105?
3.478261	0	2.702703	0	3.921569	1.027397	%Leaf area -105? / -75?
9.565217	3.960396	7.207207	4.878049	8.823529	3.424658	%Leaf area -75? / -45?
18.26087	22.77228	16.21622	26.34146	21.56863	19.86301	%Leaf area -45? / -15?
29.56522	31.68317	25.22523	35.60976	21.56863	37.67123	%Leaf area -15? / 15?
22.6087	31.68317	27.02703	23.41463	25.4902	27.05479	%Leaf area 15? / 45?
12.17391	6.930693	10.81081	7.317073	12.7451	7.534247	%Leaf area 45? / 75?
2.608696	1.980198	6.306306	2.439024	5.882353	1.712329	%Leaf area 75? / 105?
0.869565	0	1.801802	0	0	0.684932	%Leaf area 105? / 135?
0	0	0	0	0	0.342466	%Leaf area 135? / 165?
0	0	0	0	0	0	%Leaf area 165? / 180?
7.8	4.950495	0	0.97561	0.980392	1.960784	%Leaf area -90? / -60? ELEVATION (RotY)
20.9	12.87129	14.41441	15.60976	10.78431	9.803922	%Leaf area -60? / -30? Nervure
34.8	42.57426	41.44144	30.2439	40.19608	35.29412	%Leaf area -30? / -0?
26.1	22.77228	25.22523	34.14634	21.56863	26.47059	%Leaf area 0? / 30?
8.7	14.85149	10.81081	15.12195	21.56863	21.56863	%Leaf area 30? / 60?
1.7	1.980198	8.108108	3.902439	4.901961	4.901961	%Leaf area 60? / 90?

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Golden Delicious pour la troisième digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity	
	0	0	0	0.4517	1.0544	0.3452	! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	3	6	6	3.247	4.7102	8.2826	! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	1	1	1	1	1	1	! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
19.551	0	0	10.387	26.79	7.6662	! Shoot leaf area=f(Length) : slope	
8.1721	60.584	102.91	64.069	66	152	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept	
13.069	0	0	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
2	1	1	1	1	1	! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
0	16.981	18.861	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )	
0.869565	3.960396	16.21622	19.5122	10.78431	15.41096	%	0? / 30? petiole insertion angle
8.695652	23.76238	34.23423	47.80488	21.56863	47.60274	%	30? / 60? Nervure
36.52174	28.71287	34.23423	29.26829	26.47059	29.10959	%	60? / 90?
42.6087	34.65347	9.009009	3.414634	27.45098	7.191781	%	90? / 120?
10.43478	5.940594	2.702703	0	10.78431	0.684932	%	120? / 150?
0.869565	2.970297	3.603604	0	2.941176	0	%	150? / 180?
0	0	0	0	0	0	! Slope petiole length =f(Length)	
3	3	3	3	3	3	! Intercept petiole length =f(Length)	
0.3742	0.3742	0.3742	0.3742	0.3742	0.3742	! slope Leaf area = f(Midrib length <sup>2</sup> )	
0.5812	0.5812	0.5812	0.5812	0.5812	0.5812	! slope Leaf width =f(Leaf length)	
0	0	0.900901	0	0	0.342466	%Leaf area	-180? / -165? ROULIS (RotX)
0	0	0.900901	0	0	0	%Leaf area	-165? / -135? Limbe / nervure
0.869565	0.990099	0.900901	0	0	0.342466	%Leaf area	-135? / -105?
3.478261	0	2.702703	0	3.921569	1.027397	%Leaf area	-105? / -75?
9.565217	3.960396	7.207207	4.878049	8.823529	3.424658	%Leaf area	-75? / -45?
18.26087	22.77228	16.21622	26.34146	21.56863	19.86301	%Leaf area	-45? / -15?
29.56522	31.68317	25.22523	35.60976	21.56863	37.67123	%Leaf area	-15? / 15?
22.6087	31.68317	27.02703	23.41463	25.4902	27.05479	%Leaf area	15? / 45?
12.17391	6.930693	10.81081	7.317073	12.7451	7.534247	%Leaf area	45? / 75?
2.608696	1.980198	6.306306	2.439024	5.882353	1.712329	%Leaf area	75? / 105?
0.869565	0	1.801802	0	0	0.684932	%Leaf area	105? / 135?
0	0	0	0	0	0.342466	%Leaf area	135? / 165?
0	0	0	0	0	0	%Leaf area	165? / 180?
7.8	4.950495	0	0.97561	0.980392	1.369863	%Leaf area	-90? / -60? ELEVATION (RotY)
20.9	12.87129	14.41441	15.60976	10.78431	10.9589	%Leaf area	-60? / -30? Nervure
34.8	42.57426	41.44144	30.2439	40.19608	31.16438	%Leaf area	-30? / -0?
26.1	22.77228	25.22523	34.14634	21.56863	28.76712	%Leaf area	0? / 30?
8.7	14.85149	10.81081	15.12195	21.56863	21.23288	%Leaf area	30? / 60?
1.7	1.980198	8.108108	3.902439	4.901961	6.506849	%Leaf area	60? / 90?

*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Granny Smith pour la première digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity	
0	0	2.5811	0.3354	3.7489	0	! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
7	6	3.6482	10.872	2.8944	0	! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
0	0	0	0	0	8.9326	! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
1	1	1	1	1	0.2409	! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
0	0	0	0	0	0	! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )	
22.701	0	35.915	9.8445	60.502	11.869	! Shoot leaf area=f(Length) : slope	
1.0461	0	37.11	145.49	14.381	143.39	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept	
0	11.924	0	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
1	1.7405	1	1	1	1	! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )	
0	0	0	0	0	0	! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )	
1	5	9	14	9	7	%	0? / 30? petiole insertion angle
10	19	45	41	27	41	%	30? / 60? Nervure
25	41	31	33	27	41	%	60? / 90?
39	19	13	12	31	10	%	90? / 120?
21	15	2	0	5	1	%	120? / 150?
4	1	0	0	1	0	%	150? / 180?
0	0	0	0	0	0	! Slope petiole length =f(Length)	
3	3	3	3	3	3	! Intercept petiole length =f(Length)	
0.3874	0.3874	0.3874	0.3874	0.3874	0.3874	! slope Leaf area = f(Midrib length <sup>2</sup> )	
0.7015	0.65	0.485	0.4952	0.5123	0.5283	! slope Leaf width =f(Leaf length)	
1	0	1	2	2	3	%Leaf area	-180? / -165? ROULIS (RotX)
2	6	3	3	6	2	%Leaf area	-165? / -135? Limbe / nervure
4	2	4	3	3	4	%Leaf area	-135? / -105?
8	5	0	1	1	3	%Leaf area	-105? / -75?
8	8	5	2	2	5	%Leaf area	-75? / -45?
14	19	22	14	12	12	%Leaf area	-45? / -15?
21	25	23	38	37	30	%Leaf area	-15? / 15?
19	20	25	23	22	28	%Leaf area	15? / 45?
10	5	10	8	5	6	%Leaf area	45? / 75?
7	4	2	2	0	2	%Leaf area	75? / 105?
3	3	2	1	3	1	%Leaf area	105? / 135?
3	3	1	2	5	2	%Leaf area	135? / 165?
0	0	2	1	2	2	%Leaf area	165? / 180?
9	6	3	4	1	6	%Leaf area	-90? / -60? ELEVATION (RotY)
17	26	20	19	16	24	%Leaf area	-60? / -30? Nervure
24	28	26	31	22	26	%Leaf area	-30? / -0?
31	20	28	30	38	27	%Leaf area	0? / 30?
17	14	21	14	21	12	%Leaf area	30? / 60?
2	6	2	2	2	5	%Leaf area	60? / 90?



*Fichier paramètre (ParamLeaves) de Granny Smith pour la seconde digitalisation:*

A	F	PC	PL	VC	VL	! Entity
	0	0	2.4049	1.7011	3.8945	0.3161 ! Number of Leaves=f(Length) : a -> slope ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	4	4	2.2325	14.008	2.2502	11.592 ! Number of Leaves=f(Length) : b -> intercept ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	0	0	0	0 ! Number of Leaves=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	1	1	1	1	1	1 ! Number of Leaves=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	0	0	0	0 ! Number of Leaves=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
22.701	0	35.915	9.8445	60.502	11.869	! Shoot leaf area=f(Length) : slope
1.0461	0	37.11	145.49	14.381	143.39	! Shoot leaf area=f(Length) : intercept
	0	11.924	0	0	0	0 ! Shoot leaf area=f(Length) : c -> coef 2eme degré ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	1	1.7405	1	1	1	1 ! Shoot leaf area=f(Length) : d -> exposant ( $y=ax+bx+cx^d$ )
	0	0	0	0	0	0 ! Shoot leaf area=f(Length) : e -> coef ln ( $y=ax+bx+cx^d+e\ln(x)$ )
	1	5	9	14	9	7 % 0? / 30? petiole insertion angle
	10	19	45	41	27	41 % 30? / 60? Nervure
	25	41	31	33	27	41 % 60? / 90?
	39	19	13	12	31	10 % 90? / 120?
	21	15	2	0	5	1 % 120? / 150?
	4	1	0	0	1	0 % 150? / 180?
	0	0	0	0	0	0 ! Slope petiole length =f(Length)
	3	3	3	3	3	3 ! Intercept petiole length =f(Length)
0.3874	0.3874	0.3874	0.3874	0.3874	0.3874	0.3874 ! slope Leaf area = f(Midrib length <sup>2</sup> )
0.7015	0.65	0.485	0.4952	0.5123	0.5283	! slope Leaf width =f(Leaf length)
	1	0	1	2	2	3 %Leaf area -180? / -165? ROULIS (RotX)
	2	6	3	3	6	2 %Leaf area -165? / -135? Limbe / nervure
	4	2	4	3	3	4 %Leaf area -135? / -105?
	8	5	0	1	1	3 %Leaf area -105? / -75?
	8	8	5	2	2	5 %Leaf area -75? / -45?
	14	19	22	14	12	12 %Leaf area -45? / -15?
	21	25	23	38	37	30 %Leaf area -15? / 15?
	19	20	25	23	22	28 %Leaf area 15? / 45?
	10	5	10	8	5	6 %Leaf area 45? / 75?
	7	4	2	2	0	2 %Leaf area 75? / 105?
	3	3	2	1	3	1 %Leaf area 105? / 135?
	3	3	1	2	5	2 %Leaf area 135? / 165?
	0	0	2	1	2	2 %Leaf area 165? / 180?
	9	6	3	4	1	6 %Leaf area -90? / -60? ELEVATION (RotY)
	17	26	20	19	16	24 %Leaf area -60? / -30? Nervure
	24	28	26	31	22	26 %Leaf area -30? / -0?
	31	20	28	30	38	27 %Leaf area 0? / 30?
	17	14	21	14	21	12 %Leaf area 30? / 60?
	2	6	2	2	2	5 %Leaf area 60? / 90?

